PETRUS CAMPER.

PETRUS CAMPER

ANATOMISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. L. BOLK UND PROF. C. WINKLER
zu Amsterdam.

BAND II.

HAARLEM
DE ERVEN F. BOHN.

JENA
GUSTAV FISCHER.

1907.

INHALT.

Seite

A. A. Quanjer: Zur Morphologie der Insula Reilii und ihre Beziehungen zu den Opercula beim Menschen 1

P. C. T. van der Hoeven: La Placentation humaine 29

J. Lubsen Nzn.: Untersuchungen zur vergleichenden Segmental-Anatomie 44

J. Boeke: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. I. Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Muraenoiden 135

L. Bolk: Ueber eine sehr seltene Verknöcherungs-anomalie des Hirnschädels 211

C. U. Ariëns Kappers: Recherches sur le développement des gaînes dans le tube nerveux 223

W. M. de Vries: Ueber eine Missbildung des menschlichen Auges. 269

J. Lubsen Nzn.: Zur Morphologie des Ileum bei Säugern 289

L. Bolk: Entwicklungsvorgänge in der occipitalen Region des Primordial-Craniums beim Menschen 315

A. J. P. van den Broek: Ueber Rectaldrüsen weiblicher Beuteltiere 328

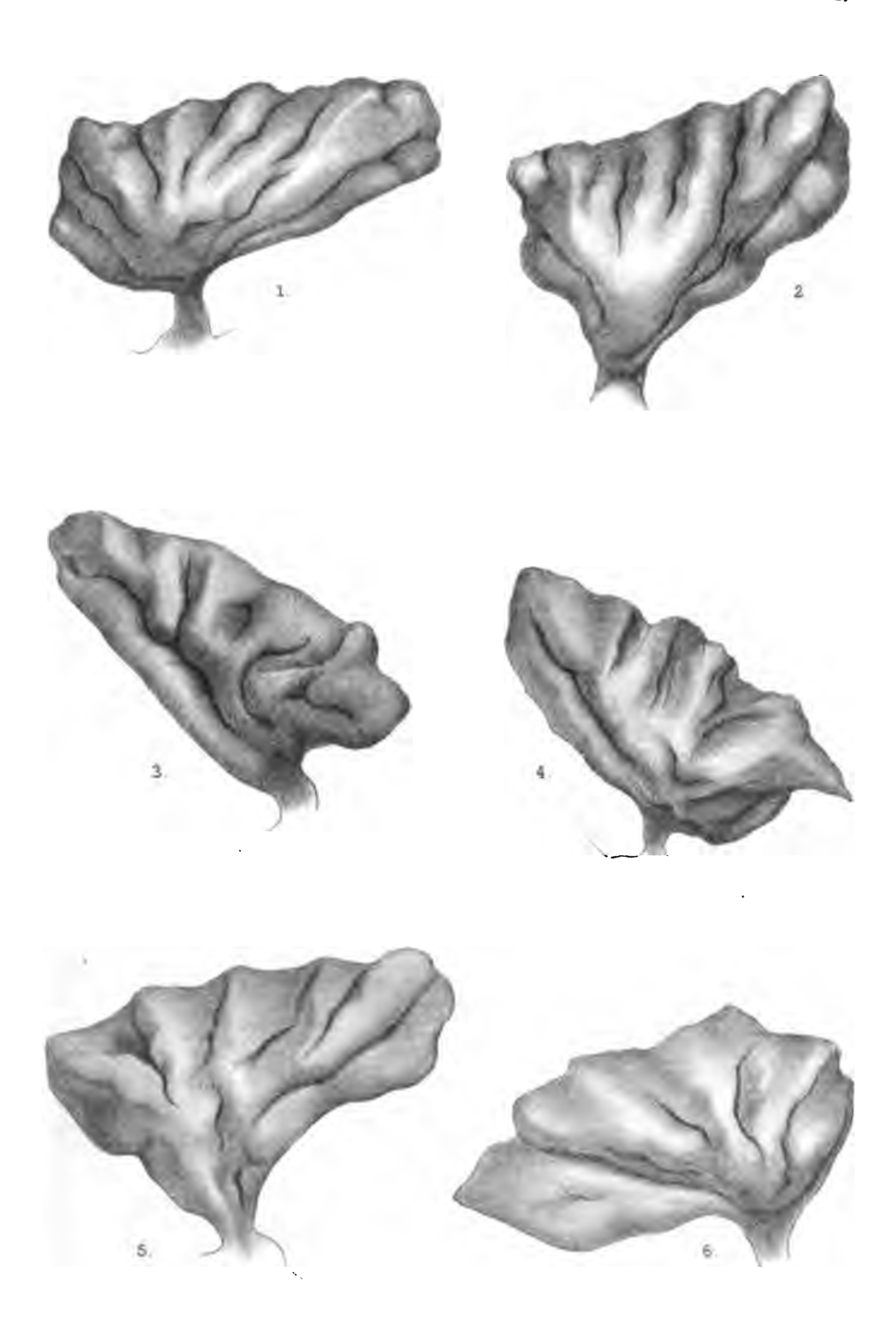
J. J. van Loghem: Das Colon und Mesocolon der Primaten 350

J. Boeke: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. II. Die Segmentierung der Kopfmesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Muraenoiden 439

L. Bolk: Beziehungen zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität, nebst Bemerkungen über das Hirngewicht der Holländer 511

L. Hannema: On an uncommon form of Musculus Sternalis 537

A. J. P. van den Broek: Die Eihüllen und die Placenta von Phoca vitulina 546



Raders del. P W M Trap impr. A.J Wendel lith.

ZUR MORPHOLOGIE DER INSULA REILII UND IHRE BEZIEHUNGEN ZU DEN OPERCULA BEIM MENSCHEN.

VON

A. A. QUANJER, Med. cand.
Amsterdam.

(Mit Tafel I.)

Die vorliegende Abhandlung bezweckt ein Beitrag zu sein zur Morphologie der Reil'schen Insel. Eine umfassende Literatur besteht zwar über diese Partie der Hirnoberfläche des Menschen (als die meist vorzüglichen Arbeiten der letzten Jahre hebe ich die Untersuchungen von Guldberg, Ebenstaller, Cunningham, Marchand Schnopfhagen und Retzius hervor), aber es bleibt dennoch, wie ich meine, etwas Lückenhaftes übrig in Hinsicht auf unsere Kenntniss der bilateralen und individuellen Variationen dieses Hirngebietes. Deshalb habe ich, mehr als es bei den erwähnten Autoren der Fall war, speziel meine Aufmerksamkeit auf die letztgenannten morphologischen Verschiedenheiten gelenkt.

Zweitens habe ich die gegenseitigen Beziehungen zwischen der Insel und den Opercula näher geprüft.

Wiewohl das mir zur Verfügung stehende Material kein grosses war, — ich untersuchte 51 Hemisphären, teils in Alkohol, teils in Formol gehärtet — so gebe ich mich doch der Höffnung hin unsere Kenntniss über das bezügliche Hirngebiet hier und dort etwas näher präcisirt zu haben, und durch die Veröffentlichung dieser Arbeit einige Anknüpfungspunkte für weitere und mehr ausgebreitete Untersuchungen in dieser Richtung gegeben zu haben.

Ueber die Form und die Reliefverhältnisse der Insel.

In älteren Abhandlungen wird die allgemeine Gestalt der Insel nur sehr wenig berücksichtigt. Die Autoren beschränken sich auf der Beschreibung der Umgrenzungslinie. Erst in späteren Arbeiten wird die Aufmerksamkeit auf die Wölbung der Inseloberfläche gelenkt und dieselbe als eine leichte Konvexität (Schwalbe [1]), Guldberg [2])) beschrieben.

---

[1]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881.

[2]) Gustav Guldberg, Zur Morphologie der Insula Reilii, Anat. Anzeiger II Jahrgang N° 21 1887,

Die Furche welche das insuläre Gebiet scharf von seiner Umgebung abgrenzt, nennt Schwalbe Sulcus circularis Reilii. Diese Inselrinne ist bekanntlich dreieckig, aus drei Teilen (Sulcus circularis superior, inferior und anterior) zusammengesetzt und ist unten- vorn unterbrochen.

„Die Gestalt der Insel", sagt Schwalbe, „kann man zweckmässig einem ungleichseitigen Dreieck vergleichen mit langer oberer horizontal verlaufender Basis und nach unten gerichteter abgestumpfter Spitze, die den Uebergang zur Lamina perforata lateralis vermittelt. Da diese Spitze nicht unter der Mitte der horizontalen Basis liegt, sondern weit nach vorn gerückt ist, so folgt daraus, dass wir die beiden übrigen Seiten des Dreiecks als eine kurze nahezu vertical gestellte vordere und eine schräg aufsteigende untere-hintere zu bezeichnen haben".

Schnopfhagen [1]) ist ausführlicher in seiner Beschreibung der Inselgestalt. Er beschreibt die Inselwölbung und hebt hervor dass diese von einem dachförmigen Kamme veranlasst wird.

Die genaueste und meist hervorragende Beschreibung verdanken wir Marchand [2]): „An der menschlichen Insel, sagt der genannte Autor, kann man drei Flächen unterscheiden, welche sich in den Pol der Insel, der Spitze der stumpfen dreiseitigen Pyramide vereinigen; eine untere (hintere) welche dem Operculum posterius des Schläfenläppens anliegt, eine schräg nach aufwärts gerichtete obere, welche der überhängenden medialen Fläche des Operculum superius, und eine nach vorn geneigte vordere, welche dem Operculum anterius anliegt".

Retzius [3]) schliesst sich dieser Beschreibung an. In allen Fällen befriedigt diese Vergleichung der Gestalt der Insel mit einer dreiseitigen stumpfen Pyramide, deren Grundfläche dem Corpus striatum zugewendet ist.

Die Grenzlinie zwischen der oberen und der unteren Fläche erstreckt sich vom Inselpol bis zur hinteren Inselecke (d. h. die Stelle, wo die obere und die untere Inselrinne sich mit einander vereinigen). Also kreuzt. die Centralfurche der Insel die obengenannte Grenzlinie und liegt deshalb teils auf der unteren teils auf der oberen Fläche. Hiermit übereinstimmend sieht man am Gyrus postcentralis I, „eine längsgehende starke wallartige Erhebung"

---

[1]) F. Schnopfhagen, Die Entstehung der Windungen des Grosshirns. Leipzig und Wien 1891, Seite 3.

[2]) Marchand. Die Morphologie der Stirnlappens und der Insel der Anthropomorphen, Jena 1893, Seite 56.

[3]) G. Retzius. Das Menschenhirn, Stockholm 1896, Seite 149.

(Retzius). Der vordere Teil dieser Windung gehört der oberen Fläche, der hintere Teil der unteren Fläche an.

Retzius hebt das Vorkommen einer vierten Facette hervor, öfters zwischen vorderer und unterer Fläche eingekeilt. Diese Facette zeigt eine leichte Konvexität, ist nicht scharf abgegrenzt, sondern geht allmählig in die untere Fläche über. Diese vierte Facette entspricht ungefähr dem Limen insulae.

Bei den von mir untersuchten Gehirnen liess sich bisweilen noch eine fünfte Facette unterscheiden; dieselbe kommt aber nicht so oft vor als die obengenannte vierte Facette. Diese Facette rectangulärer Form ist eingeschaltet zwischen der vorderen und der oberen Fläche. Ihre Breite stimmt ungefähr mit derjenigen eines Gyrus brevis insulae überein. Sie beginnt an der vorderen oberen Inselecke, verläuft nach unten, und ein wenig nach hinten und stösst mit den drei erwähnten grösseren Flächen am Inselpol zusammen. Diese fünfte Facette gehört dem Gyrus brevis I an. Während in den meisten Fällen die vordere und die obere Inselfläche sich mit einer scharfen Kante treffen, so giebt es somit doch vereinzelte Fälle, wo sich die obengenannte fünfte, nach vorne schräg abfallende Facette zwischen den erstgenannten Inselflächen eingeschaltet hat. In welcher Beziehung diese Abflächung der genannten scharfen Kante zu gewissen morphologischen Verhältnissen der Opercula steht, wird unten auseinandergesetzt werden.

Es erhebt sich die Frage welchen Einflüssen die Insula ihre Formgestaltung verdankt, mehr besonders ihre verschiedenen Reliefverhältnisse. Diese Frage kann nur entschieden werden durch die Untersuchung gehärteter Gehirne. Denn wenn wir an frischen Gehirnen die Opercula abtragen, so verschwinden die Grenzen zwischen den Pyramideseitenflächen. Die Pyramideform wird eingebüsst, weil die Hirnsubstanz mehr oder weniger einsinkt. Dadurch wird es unmöglich die topographischen Beziehungen festzustellen zwischen den genannten Flächen der Insula und den Innenflächen der Opercula. Ich werde diese Verhältnisse zunächst kurz auseinandersetzen nnd nehme dabei Ausgang von dem meist einfachen Zustande, jenem nämlich wobei es nur ein einziger Ramus anterior Fissurae Sylvii giebt, und demzufolge nur drei Opercula: das Operculum temporale, das O. parieto-frontale und das O. orbitale.

Die Untersuchung an gehärteten Gehirne zeigt eine treffende Uebereinstimmung zwischen den drei insulären Flächen einerseits und den Innenflächen der drei genannten Opercula andererseits. Die Innenfläche des ganzen Operculum parieto-frontale liegt der oberen Fläche der Insel an, welche einen Teil des Lobulus anterior, so wie einen Teil des Lobulus posterior umfasst. Die Aussenlinie

der genannten Innenfläche ist dreieckiger Gestalt und stimmt ganz genau überein mit der dreieckigen Form der oberen Inselfläche. Die längere Seite, die Basis des Dreieckes, wird hier gebildet von dem Sulcus circularis superior. Die Spitze liegt dem Inselpole an und die zwei anderen Seiten, wovon die kürzere vordere vom Ramus anterior (ascendens) fissurae Sylvii gebildet wird, korrespondiren mit der Grenzlinie zwischen der vorderen und der oberen resp. zwischen der oberen und der unteren Pyramidefläche. Daraus folgt, dass die Innenfläche des Operculum parieto-frontale genau mit der oberen Inselfläche korrespondirt.

Der dreieckigen unteren Fläche der Insel, welche an der vierten Facette mehr gewölbt ist, liegt sehr genau die dreieckige Innenfläche des temporalen Operculum auf. Dementsprechend zeigt letztere eine leichte Konkavität.

Auch die vordere Inselfläche und die Superficies interna des orbitalen Operculum decken einander vollkommen. Die Spitzen der drei dreieckigen Innenflächen der Opercula treffen sich in einem Punkte, welcher genau dem Inselpol entspricht.

Auf Grund dieser topographischen Beziehungen können wir schliessen, dass die Ursache für die oben beschriebene ausgeprägte Pyramideform der Insula in einer gegenseitigen abflächenden Druckwirkung der Insel und der Opercula auf einander zu suchen ist. Im Laufe der Entwicklung wird die Insel von dem vorderen, dem oberen, und dem unteren Operculum allmählig überwölbt und damit empfindet sie *von drei Seiten her* einen auf ihre gleichmässige Wölbung störend einwirkenden Gegendruck. Die Erhaltung einer mehr abgerundeten konvexen Gestalt ist dabei nicht mehr möglich. Eine Pyramideform entsteht, welche bei gehärteten Objecten, auch nach dem Abtragen der bedeckenden Teile erhalten bleibt. Jede foetale Insel zeigt, wenn sie bereits von den Opercula bedeckt ist, eine mehr oder weniger ausgeprägte Pyramideform. Möge die Art der Rinnenbildung und auch die Grösse der Rindenoberfläche von inneren Wachsthumsverhältnissen abhängig sein, *die allgemeine Gestalt der Insel findet ihren Grund in eine Anpassung an die Raumverhältnisse gegeben in der Bedeckung von der Seite der Opercula.* Die Ausbildung von drei Inselflächen ist somit keine essentielle, aus inneren Gründen bedingte morphologische Sache; sie beruht auf einer mechanischen Grundlage.

Dass eine engere Konnex zwischen den Formverhältnissen der Insula und der Ausbildungsweise der Opercula besteht, wird weiter auf's deutlichste gezeigt, in jenen Fällen, wo die auf Seite 3 erwähnte fünfte Facette zur Entwicklung gelangt ist. In den meisten Fällen, wo zwei Rami anteriores Fissurae Sylvii sich zeigen, wenn

somit ein Operculum triangulare s. intermedium besteht, liegt die Innenfläche dieses Operculum der oberen Fläche des Gyrus brevis I Insulae an. Die obere Inselfläche wird solchenfalls von den zwei oberen Opercula, dem Operculum parieto-frontale und dem Operculum triangulare bedeckt. Jedoch ist das nicht immer der Fall; es sind Gehirne aufzuweisen, wo die Innenfläche des Operculum triangulare der vorderen Fläche des Gyrus brevis I anliegt und als ein dritter Zustand habe ich einige Fälle beobachtet, wo die betreffende Innenfläche der sogenannten fünften Facette anliegt. Beide letztgenannten Verhältnisse finden ihren Grund in der Entwicklung des Operculum triangulare nach vorn, entweder weil Letzteres sich sehr breit entwickelt hat, oder weil es im Ganzen mehr nach vorn verschoben ist.

Ist das betreffende Operculum sehr weit nach vorne gerückt, so liegt seine Innenfläche der vorderen Fläche des Gyrus brevis I Insulae an. Ist die Verschiebung nach vorne nicht so gross, sondern hat das Operculum triangulare sich eben am Knie der Fissura Sylvii entwickelt, so korrespondirt dessen Innenfläche mit der Grenzlinie [1]) zwischen der vorderen und der oberen Fläche der Insel. Die letztgenannte scharfe Kante ist dadurch abgeflächt worden und die Anzahl der insulären Flächen hat sich demzufolge vermehrt; eine neue Fläche hat sich zwischen der vorderen und der oberen Fläche eingekeilt, welche ich als fünfte Facette bezeichnet habe. Eigenthümliche Verhältnisse der Opercula veranlassten hier die Entstehung der *vier*seitigen Pyramideform. Niemals giebt es ein Zusammentreffen einer fünften Facette und eines einzigen vorderen Astes der Fissura Sylvii. Bei 28 Fällen, wo zwei Rami anteriores aufzuweisen waren, fand ich siebenmal diese fünfte Facette an der Inseloberfläche.

Bekannt ist die Thatsache, dass eine konstante und tiefe Furche die Inseloberfläche in zwei Teile zerlegt: einen Lobulus anterior und einen Lobulus posterior (Retzius [2])). Dieser Sulcus centralis Insulae (Guldberg [3]), Ebenstaller [4])), auch als Sulcus insularis, Inselhauptfurche (Schnopfhagen [5])) oder als Fissura

---

[1]) Dabei ist erforderlich, dass die INNENfläche des Operculum triangulare am Winkel der Fissura Sylvii liege. Öfters verhalten sich die Oberfläche und die Innenfläche des betreffenden Operculum nicht in übereinstimmender Weise hinsichtlich dem Knie der Fissura Sylvii. Dies ist nur der Fall, wenn die Rami anteriores GERADE eingeschnitten sind.

[2]) Retzius l. c. Seite 151.

[3]) Guldberg l. c.

[4]) Ebenstaller, O; Zur Anatomie und Morphologie der Insula Reilii; Anat. Anzeiger II Jahrg. n°. 22,

[5]) Schnopfhagen l. c. Seite 4.

interinsularis (Hefftler[1]) bezeichnet, verläuft, gerade oder leicht gekrümmt, schräg von hinten-oben nach unten-vorn. Bisweilen ist die Centralfurche eingeknickt unter Bildung eines nach vorn oder nach hinten offenen Winkels.

Obgleich von den verschiedenen Autoren angegeben wird, dass ihre Tiefe immer in allen ihren Teilen gleich sei, finde ich darauf vielen Ausnahmen.

Nebst den Fällen, wo der Sulcus centralis Insulae in seiner ganzen Ausdehnung gleich tief und scharf gezeichnet ist, gibt es verschiedene Insel, welche eine Centralfurche zeigen, deren unterer Teil, bis an die Stelle wo sie an den Inselpole vorübergeht, weniger tief ist als der obere Teil. Offenbar wird Dies bedingt von der Thatsache, dass nur der obere Teil des Sulcus centralis beiderseits von einer stark erhabenen Windung begrenzt wird.

Ohne Widerspruch dürfen wir den Sulcus centralis Insulae zu den konstantesten Furchen der Hirnoberfläche rechnen. Diese Beständigkeit ist aber nicht so gross, wie jene des Sulcus Centralis Rolandi. Hinsichtlich der Variationen der letzteren Furche, welche in der Arbeit Cunningham's[2]), und namentlich in der Monographie Ebenstaller's[3]) ausführlich dargethan sind, kann ich Folgendes, an meinen Gehirnen Beobachtetes mitteilen.

Niemals war der Sulcus centralis Rolandi unterbrochen; nur beim Auseinanderdrängen der Furchenlippen, zeigten sich die bekannte Tiefenwindungen. Meine Befunde widersprechen die Meinung Ebenstaller's[4]): „die Centralfurche überschreitet fast immer die Mantelkant . . . zum mindesten wird die Mantelkant erreicht". Ebensowenig stimmen dieselben überein mit den Angaben Cunningham's[5]). Fand letzterer Autor bei 52 Hemisphären, dass in 60% die Mantelkant überschritten wurde, bei meinen 51 Hemisphären war dieses nur in 22% der Fall, in 52% erreichte die Centralfurche fast oder eben die Mantelkant, in 26% war das mediale Furchenende mehr oder weniger weit von der medialen Mantelkant entfernt. Offenbar liegen uns hier sehr variabele Verhältnisse vor.

Der Sulcus centralis Insulae ist fast immer leicht zu diagnosticiren. Nur zwei Fälle unter 49 Insulae lieferten anfänglich Schwierigkeiten.

---

[1]) Hefftler, H. Die Grosshirnwindungen des Menschen und deren Beziehungen zum Schädeldach. Inaug. Diss., mitgetheilt von Prof. Th. Landzert Arch. für Anthropologie, zehnten Band 1878, 3 Heft.

[2]) Cunningham, D. J. Contribution to the Surface Anatomy of the cerebral Hemispheres; „Cunningham Memoirs" n°. VII Seite 161,

[3]) Ebenstaller, O.; Das Stirnhirn. Wien und Leipzig 1890, Seite 24.

[4]) „ „ „ „ Seite 26 und 27.

[5]) Cunningham l. c, Seite 161.

Die Variationen des Sulcus centralis Insulae sind, wie ich meine, noch sehr wenig in der Literatur berücksichtigt worden; ich werde deshalb etwas näher darauf eingehen.

Es lassen sich diese Variationen in drei Gruppen einteilen:

Erste Gruppe: Die Furche ist unterbrochen. Eine oberflächliche Brückenwindung zerlegt dieselbe in zwei Teile und verbindet den Lobulus anterior mit dem Lobulus posterior.

Zweite Gruppe: Es besteht eine Anastomose des Sulcus postcentralis Insulae mit der Centralfurche.

Dritte Gruppe: Es besteht eine Kombination der beiden erwähnten Variationen.

Ausserdem gibt es noch Zustände, wo der Sulcus centralis Insulae den Sulcus circularis superior nicht erreicht. Dieser geringeren Ausbildung zufolge fliessen der Gyrus praecentralis und der Gyrus postcentralis Insulae oben zusammen. Diese Verkürzung der Centralfurche, welche auch von Ebenstaller[1]) u. a. erwähnt worden ist, fand ich in zwei Fällen.

Wir werden die genannten Variationen eingehender betrachten.

Eine Unterbrechung des Sulcus centralis, wodurch dieser in zwei Teile zerlegt wurde, zeigte sich in 4 Fällen.

In einem Falle fand sich die Ueberbrückung in der oberen Hälfte der Centralfurche, wodurch der obere Teil eine geringere Länge hatte als der untere. Zwei Fälle zeigten eine Ueberbrückung in der Mitte der Furche mittels einer querverlaufenden Windung. Fig. 1 der Tafel I zeigt die Abbildung eines dieser Fälle.

Die Insel, abgebildet in Fig. 2 Tafel I zeigt uns eine andere Art der Unterbrechung des Sulcus centralis, welche veranlasst wird von einer schnabelförmigen Verlängerung des sich nach vorn- unten verjüngenden Gyrus postcentralis I. Die schmale Windung verläuft schräg nach vorn-unten, überbrückt die Centralfurche und verbindet sich mit dem Lobulus anterior. Diese Verbindungsbrücke, welche somit nicht quer sondern fast in der Längerichtung des Sulcus centralis verläuft, war erst dann zu erblicken als die Furchenlippen auseinandergedrängt wurden.

Die beschriebenen Variationen zeigen also die Möglichkeit der Unterbrechung der Centralfurche. Ihre Kenntniss ist erforderlich für das Verständniss der folgenden Variationen.

In dieser zweiten Gruppe fasse ich jene Fälle zusammen, wo der Sulcus postcentralis und der Sulcus centralis sich miteinander verbunden haben. Diese Anastomose kann entweder mit einem ein-

---

[1]) Ebenstaller. Zur Anatomie und Morphologie der Insula Reilii. Anat. Anzeiger II Jahrg. n⁰. 22.



heitlichen, oder mit dem unteren Teile einer in zwei Stücken zerlegten Centralfurche (dritte Gruppe) stattfinden.

Bei drei Insulae konnte das erstgenannte Verhältniss konstatirt werden: der Sulcus postcentralis hat sich mit der einheitlichen Centralfurche verbunden. Einer dieser der zweiten Gruppe angehörenden Fälle ist in Fig. 3 Tafel I abgebildet worden. Der Gyrus postcentralis I, verjüngt sich nach unten und trifft dort nicht mit dem Gyrus postcentralis II zusammen. Dabei verläuft die Centralfurche *einmal* gerade, der Sulcus postcentralis mündet tief in die Mitte des Sulcus centralis ein. Zweimal zeigte die Centralfurche einen nach vorn offenen stumpfen Winkel. Der Sulcus postcentralis verbindet sich von hinten her derart mit der Centralfurche, dass der erstere mit dem unteren Teile der letzteren in einer Flucht liegt.

Die Würdigung des Zustandes, wo die Centralfurche unterbrochen ist und zugleich des Zustandes wo der Sulcus postcentralis und der Sulcus centralis sich verbinden, gibt uns den Schlüssel zur Erklärung von zwei oben bereits kurz hervorgehobenen Fällen (Seite 6), wo das normale Bild einigermassen verwischt war. Diese Fälle findet man in Fig. 4 und 5 der Tafel afgebildet. In beiden Fällen scheint die Centralfurche nicht zu existiren. Ausser einigen kürzeren Furchen hat sich nur eine longitudinale Furche entwickelt, welche eine längere den hinteren Teil der Insel bildende Windung von den übrigen 4 oder 5 kürzeren Windungen der oberen Inselfläche trennt. Die letzteren treffen sich am Inselpole. Zugleich zeigen beide Insel eihen Sulcus polaris.

Ich vermeine diese eigenthümlichen Reliefverhältnisse derart deuten zu müssen, dass in beiden Fällen der Sulcus centralis in einen oberen und einen unteren Teil getrennt worden ist und dass der Sulcus postcentralis sich mit dem unteren Teile der Centralfurche verbunden hat. (Somit hat es den Anschein als wäre der obere Teil der Centralfurche ein Sulcus brevis.) Dieser Schluss ist vollkommen berechtigt; der eigentliche Sulcus postcentralis, die obere Hälfte der genannten longitudinalen Furche stimmt, weder was ihre Richtung, noch was dem übrigen Gepräge anbelangt, mit einem normalen Sulcus centralis überein. Denn die longitudinale Furche strebt der hinteren Inselecke zu; hinter dieser ist die Inseloberfläche ohne irgend einer Furche oder Furchenandeutung. Überdies ist die von mir als oberer Teil des Sulcus centralis interpretirte kürzere Furche tiefer und schärfer ausgeprägt als die frontal liegenden Sulci breves, und zugleich ist die Zahl der kürzeren Furchen vermehrt.

Es gibt somit verschiedene Uebergangsformen, welche sich bequem aneinander reihen lassen in einer einheitlichen Serie. Es lässt

sich dabei die eine leicht von der anderen ableiten. Wenn man zum Beispiele in Fig. 3 der Tafel I die Verbindung zwischen dem vorderen Zahne der von der Centralfurche und dem Sulcus postcentralis gebildeten Gabel und dem unteren Teile des Sulcus centralis hinweg denkt, erhält man den Zustand, welcher in Fig. 4 zur Abbildung gelangt ist.

Die beschriebenen Variationen tragen die Möglichkeit einer Anlage der Centralfurche aus zwei getrennten Furchenstücken in sich. Auf dieser doppelten Anlage hat bereits Schnopfhagen [1]) die Aufmerksamkeit gelenkt. Dieser Autor untersuchte die linke Insel eines 40.5 cM. langen Embryo. „Von der Substantia perforata einerseits", sagt er, „und von der oberen Inselgrenzfurche andererseits ausgehend, nähern sich die zwei Furchenstücken (des Sulcus centralis) dem Inselkamme, überschreiten ihn wohl auch, und sind dann mehr oder weniger weit verschoben, treffen aber wohl niemals so auf einander, dasz die eine in die andere überging". zugleich erwähnt Schnopfhagen [2]) den Zustand, offenbar mit meinem Befunden übereinstimmend, dass der Sulcus postcentralis (secundäre Längsfurche Schnopfhagen's) anastomosirt met dem basalen Teile des in zwei Stücken getrennten Sulcus centralis Insulae.

Ueberblicken wir noch einmal kurz die oben beschriebenen Variationen an der Hand der Figuren auf Tafel I:

Fig. 1: Quere Unterbrechung des Sulcus centralis;

Fig. 2: Schräge Unterbrechung des genannten Sulcus; der basale Teil der Furche strebt mit seinem oberen Ende dem unteren Ende des Sulcus postcentralis zu;

Fig. 3: der Sulcus postcentralis mündet in den Sulcus centralis ein;

Fig. 4 und 5 stellen Kombinationen dar der in Fig. 2 und 3 einzeln abgebildeten Abweichungen: Spaltung der Centralfurche und Anastomosirung des Sulcus postcentralis mit dem basalen Stück der ersteren.

Die doppelte Anlage des Sulcus centralis, in Verbindung mit einer Komplication, vermag somit sehr störend auf die normalen Reliefverhältnisse einzuwirken. Das Resultat ist eine Umordnung des Furchensystems, wobei die Centralfurche als solche fehlt, und eine scheinbare Centralfurche dafür an die Stelle tritt, entstanden aus dem Zusammenfliessen des basalen Teiles der wahren Centralfurche mit der postcentralen Furche.

Es erhebt sich nun die Frage wie die verschiedenen Phasen dieses Umordnungsvorganges entwicklungsgeschichtlich zu deuten

[1]) Schnopfhagen, l. c. Seite 4 und 5.
[2]) „ l. c. Seite 7.

seien. Welcher Zustand muss als der primitive, welcher als der mehr differenzirte aufgefasst werden? Es erleidet wohl keinen Widerspruch dass jener Zustand als der primitive aufzufassen sei, der in seinem Vorkommen sich am meisten dem Inselrelief der Anthropoïden nähert. Auf Grund einer Vergleichung der Abbildungen von Anthropomorphen-Insulae, welche von Marchand[1]) und Bolk[2]) gegeben sind, kommt es mir vor, dass jenem Zustande ein mehr primitiver Charakter zuerkannt werden muss, welcher in Fig. 4 und 5 der Tafel I wiedergegeben ist.

Nach den Darstellungen der genannten Autoren scheint es doch für die Anthropoïden-Insulae (wenigstens für Orang und Chimpanse) ziemlich charakteristisch zu sein, dass im hinteren Teile der Insel eine Furche besteht, welche dem hinteren Rand der Insula parallel verläuft, und gegen den „Gegenpol" der Insel (Waldeyer) gerichtet ist, während im anderen Teile eine wechselende Zahl mehr oder weniger scharf ausgeprägter kürzerer Querfurchen besteht.

Es besteht keine Uebereinstimmung darüber mit welcher Furche der menschlichen Insula die sog. „Längsfurche" der Anthropoïden-Insula zu deuten ist. Während Marchand dieselbe mit dem Sulcus postcentralis homologisirt, deutet Waldeyer dieselbe als das Homologon der Centralfurche. Bolk hat sich in seiner Auffassung Marchand angeschlossen. Ich möchte nun eine Mittelstellung zwischen beiden Meinungen einnehmen, indem ich die „Längsfürche" der Anthropoïden-Insula homologisire mit der längverläufenden Furche, welche sich Ausnahmsweise beim Menschen ausbildet, in Zuständen wie sie Fig. 4 und 5 zur Schau bringen. Diese Auffassung stützt sich auf der Thatsache, dass die besagte Furche gegen die hintere Inselecke gerichtet ist, und das Inselbezirk in einen hinteren glatten und einen vorderen kürzere Querfurchen zeigenden Teil zerlegt. Ich bin somit der Meinung, dass bei normalen Reliefverhältnissen die Längsfurche der Anthropoïden-Insula mit keiner Furche des menschlichen Systems sich indentificiren lässt, weder mit dem Sulcus centralis, noch mit dem Sulcus postcentralis, dass dagegen in vereinzelten Fällen diese Furche von Neuem beim Menschen auftritt, entstanden durch Anastomosirung des basalen Stückes der in zwei Teile getrennten Centralfurche mit dem Sulcus postcentralis.

Eine letztere, in keinem Zusammenhang stehende mit der obenerwähnten Variation zeigt uns die Abbildung in Fig. 6 der Tafel I.

---

[1]) Marchand l. c.

[2]) Bolk, L. Beiträge zur Affenanatomie: II Ueber das Gehirn von Orang-Utan Petrus Camper, Nederlandsche Bijdragen tot de Anatomie I Band.

Eine in der Längsrichtung gehende Tiefenwindung ist im Sulcus centralis zu erblicken. Diese Tiefenwindung unterbricht die Centralfurche nicht, ist somit keine Brückenwindung. Offenbar gehört diese Tiefenwindung dem Lobulus anterior an, denn sie ist durch die Entwicklung einer isolirten Furche entstanden, welche auf dem Lobulus anterior nahe am Sulcus centralis diesem parallel geht.

Das hintere Inselläppchen, der Lobulus posterior Insulae (Retzius) umfasst bei normaler Ausbildung zwei Windungen, die Gyri postcentrales I und II, welche teilweise von einer ziemlich konstanten und tiefen Furche, von einander getrennt sind. Die letztgenannte Furche, der sogenannte Sulcus postcentralis, verläuft dem Sulcus centralis mehr oder weniger parallel. Die beiden postcentralen Windungen treffen im unteren Teile des hinteren Inselläppchens zusammen und sind dann gemeinschaftlich nach unten-vorn bis zum Gyrus olfactorius lateralis zu verfolgen.

Auffallenderweise ist im Gegensatz zur Richtung der kürzeren Windungen des Lobulus anterior ihre Richtung eine mehr longitudinale.

Die vordere der beiden Gyri postcentrales übertrifft öfters die hintere an Umfang und Breite. Bisweilen überragt die erstere den letztgenannten Gyrus. In solchen Fällen ist der Sulcus postcentralis schräg eingeschnitten.

Bei der Betrachtung der Variationen des Lobulus posterior, erregt es die Aufmerksamkeit, dass die Frequenz der Abweichungen von dem kurz skizzirten normalen Bild eine geringe ist. Nämlich fand ich bei 48 Insulae (23 rechten und 25 linken) in 28 Fällen das heisst in gut 58°/$_0$ (ohne erhebliche bilaterale Differenz) einen wie oben beschriebenen Sulcus postcentralis, welcher das hintere Inselläppchen in den beiden longitudinalen Windungen trennte.

Nur einmal war der Sulcus postcentralis tiefer und mehr ausgeprägt als die Centralfurche. In zwei der obenerwähnten 28 Fälle hatte sich bereits den Gyrus postcentralis I nach oben zu in zwei kleinere Gyri gespaltet. Dies wird veranlasst von einer kleinen auf dem oberen Teile des Gyrus postcentralis entwickelten Furche.

In Bezug auf den Variationen des Sulcus postcentralis muss folgendes erwähnt werden, wobei Abzug genommen wird von den schon oben beschriebenen Fällen, wobei der Sulcus centralis mit dem Sulcus postcentralis anastomosirt.

Die zur Beobachtung gelangten Variationen finden ihren Grund in einer mehr oder weniger vollständigen Ausbildung der betreffenden Furche; nämlich kann der Sulcus postcentralis in zwei oder mehr Stücke zerlegt sein, oder es zeigt sich die einheitliche Furche

dann und wann sehr gering ausgeprägt. Ist der Sulcus postcentralis in zwei oder mehr Stücken aufgelöst, dann können diese Fragmente in einer Flucht, neben einander, oder mehr zerstreut liegen. In aeht Fällen konnte ich eine derartige Zerstückelung der postcentralen Furche auffinden. Hatte sich die bezügliche Furche nur gering entwickelt, was bei sieben Insulae der Fall war, so zeigte der Lobulus posterior meist in der Mitte eine scharfe oder seichte kleine Furche, oder nur eine schwache Impression. Niemals fehlte der Sulcus postcentralis gänzlich. Eine unvollständige Ausbildung, sich äusserend in geringerer Entwicklung oder Zerstückelung zeigte sich also in 15 Fällen, das heisst in 31%. Dieser Befund stimmt nicht überein mit dem was Retzius[1]) über diesen Gegenstand bemerkt. „In den meisten Fällen", sagt dieser Autor, „aber ist sie (die postcentrale Furche) aus zwei, drei oder vier getrennten, sogar nicht einmal in einer Flucht belegenen Furchenstücken zusammengesetzt, oder auch hat sie einen sehr gewundenen gezackten Verlauf, in anderen Fällen wird sie nur durch eine seichte Grube repräsentirt oder auch kan sie sogar vollständig fehlen . . ."

Nach meinem Befunde hat sich der Sulcus postcentralis in der Mehrzahl der Fälle vollständig entwickelt, obgleich ich wohl darin übereinstimme mit der Angabe Retzius', dass die postcentrale Furche hinsichtlich ihrer Ausbildung bei dem Sulcus centralis zurückbleibt. Mit Recht mögen wir die Centralfurche als die Hauptfurche der Insel bezeichnen.

Unten werde ich einige deutlich ausgedrückte bilaterale Differenzen in der Entwicklung des Lobulus anterior ausführlich besprechen. In Rücksicht auf den Lobulus posterior ist es eine sehr auffallende Erscheinung, dass solche Verschiedenheiten bei den mir zur Verfügung stehende Gehirnen nicht vorhanden waren. Die Variationen am hinteren Inselläppchen sind rechts und links ohne bedeutende Prädominanz einer der beiden Hälften nachzuweisen.

Bei der Betrachtung des Lobulus anterior Insulae habe ich die Hirnhemisphäre in zwei Gruppen geordnet, dem Entwicklungsgrade des vorderen Inselläppchens gemäss. Eine derartige Einteilung hat den Vorteil, dass das Untersuchungsmaterial übersichtlicher wird und die Inselbezirke besser mit einander verglichen werden können. Vor Allem wollte ich die Frage beantworten, ob ausgesprochene bilaterale Unterschiede nachzuweisen wären.

Als Maszstab für die Ausbildung des vorderen Inselläppchens wählte ich die Anzahl der Sulci breves. Keinen Wert habe ich dabei auf die Frage gelegt ob die Sulci breves der oberen oder der vorderen

---

[1]) Retzius, G. Das Menschenhirn, Stockholm 1896. Seite 150.

Inselfläche angehörten, denn wie oben ausführlich aus einander gesetzt ist, die Unterscheidung von den drei Inselflächen ist nur eine von äusseren Gründen bedingte. Ich bin mir dabei völlig bewuszt, dass auch dieser Masstab nicht ganz korrekt sei; immerhin sind die verschieden scharfe Ausprägung, die mehrere oder geringere Tiefe, die grössere oder geringere Länge der Furchen Verhältnisse welche schwer mit einander zu vergleichen sind.

In der ersten Gruppe habe ich diejenigen Fälle geordnet, deren vordere Inselläppchen drei oder weniger Sulci breves aufwiesen; die zweite Gruppe umfasst diejenigen Lobuli anteriores Insulae, welche ein mehr komplicirtes Relief, eine grössere Zahl Sulci breves besassen.

Diese Einteilung ergab erstens, dass in mehr als die Hälfte der Fälle das vordere Inselläppchen, in übereinstimmender Weise mit der übligen Beschreibung, drei Sulci breves zeigte. Nämlich, bei 49 Hemisphären that sich hervor, dass 29 der Objecte, das heisst 59.2⁰/₀ der Gruppe der einfach gewundenen Lobuli anteriores und somit 20 Hemisphären (das heisst 40.8⁰/₀) der zweiten Gruppe angehörten.

Zweitens erwies sich aus dieser Gruppirung eine bilaterale Differenz in der Ausbildung des Lobulus anterior.

Wie gesagt erstreckte sich die Vergleichung auf 49 Hemisphären, nämlich 23 Hemisphärenpaare und 3 linksseitige Hemisphären. Der ersten Gruppe gehörten 16 rechte und 13 linke Insel an, die zweite Gruppe umfasste 7 rechte und 13 linke Insel.

In Procenten ausgedrückt fand ich also, dass 50⁰/₀ der linken und 30·4⁰/₀ der rechten Hemisphären einen Lobolus anterior Insulae besassen, welche vier oder mehr Sulci breves aufwiesen. Es geht hieraus hervor, dass durchschnittlich die linke Insula komplicirter ausgebildet ist als die rechte.

Die Differenz (19.6⁰/₀) ist zwar nicht ansehnlich, jedoch diese Erscheinung gewinnt an Bedeutung, wenn wir die zusammengehörenden rechten und linken Hemisphäre je zwei und zwei vergleichen. Eine derartige genaue Analyse ergab das folgende Resultat:

Bei 15 Gehirnen waren rechte und linke Seite hinsichtlich des vorderen Inselläppchens gleichgradig ausgebildet. Dabei gehörten 10 Gehirne der ersten und 5 Gehirne der zweiten Gruppe an.

Bei 8 Gehirnen dagegen war eine bilaterale Differenz in der Ausbildung des Lobulus anterior Insulae zu constatiren. Indem von 6 dieser Gehirne die linken vorderen Inselläppchen komplicirter ausgebildet waren als die rechten, so waren im Ganzen nur zwei Gehirne aufzuweisen, deren Lobulus anterior Insulae der rechten Seite bedeutender entwickelt war als der linken Seite.

Von den drei übrigen linken Hemisphären gehörten eine Insel zur ersten, und zwei Insulae zur zweiten Gruppe.

Das wichtigste Hauptergebniss dieser Analyse können wir als folgt zusammenfassen: *das vordere Inselläppchen weist in der Mehrzahl der Fällen rechts und links einen gleichen Entwicklungsgrad auf. In jenen Fällen aber wo eine bilaterale Asymetrie in der Ausbildung des Lobulus anterior vorhanden ist, ist fast immer die linke Insula die mehr komplicirte.* Nur Ausnahmsweise war der rechte Lobulus mehr gewunden, mit mehreren Furchen ausgestattet als der linke.

Diese Thatsache ist um so bemerkenswerter weil, wie ich bereits hervorhob, eine analoge Erscheinung am Lobulus posterior nicht nachzuweisen ist.

Es geht hieraus eine gewisse Unabhängigkeit in der Entwicklung der beide Lobuli der menschlichen Insula hervor und es drängt sich dabei von selbst der Gedanke auf ob vielleicht diese Divergenz in den Entwicklungserscheinungen des vorderen und des hinteren Teils der Insel nicht in Beziehung steht zur von Bolk [1]) an 's Licht gebrachten Differenz in der phylogenetischen Entstehung beider Inselteile. Es hat doch dieser Autor, auf Grund einer Vergleichung der menschlichen Insula mit jener der Anthropoïden, gezeigt, dass die menschliche Insula doppelter Herkunft ist. Der hintere Teil stellt den von den niedern Affen ererbten Abschnitt dar. Der vordere Teil dagegen ist ein secundärer Erwerb und ist ein Rindenabschnitt, der bei den Anthropoïden in einem Sulcus (dem Sulcus fronto-orbitalis) versteckt liegt. Indem dieser letztere ällmählig tiefer einschneidet fliesst er mit dem Inselraum zusammen. Die Annahme eines derartigen Assimilationsprozesses stützt sich auf die bei den Anthropoïden auftretenden sehr typischen Variationen. Doch kehren wir zur Besprechung des Inselreliefs zurück.

In Uebereinstimmung mit der übligen Beschreibung sind in der Mehrzahl der Fälle, wie gesagt, drei Sulci breves, nämlich zwei auf der oberen und einer auf der vorderen Fläche des Lobulus anterior zu unterscheiden. Dementsprechend umfasst das als normal zu bezeichnende vordere Inselläppchen vier Gyri breves. Letztere verlaufen, gemeinsam von dem gewöhnlich stark erhabenen Inselpole ausgehend, strahlweise zum oberen und vorderen Teile der Inselrinne. Die drei Gyri breves der oberen Fläche werden von vorn nach hinten zählend, als Gyrus brevis I, II und III bezeichnet (Ebenstaller); letzterer ist von Cunningham auch als Gyrus centralis anterior hervorgeführt worden. Der Gyrus brevis I gehört

[1]) Bolk, L. l. c. Seite 74.

sowohl der oberen als der vorderen Fläche der Insula an; seine scharfe Kante bildet die Grenzlinie zwischen beiden genannten Flächen. Wie oben ausführlich besprochen, kann diese Kante gelegentlich abgeflacht werden. Der Gyrus brevis I weist solchenfalls drei Flächen auf: eine neue Facette, welche ich als fünfte bezeichnete, hat sich zwischen obere und vordere Fläche desselben eingeschaltet. Die vordere Fläche umfasst nebst dem Gyrus brevis I noch den von Ebenstaller zuerst hervorgehobenen Gyrus brevis accessorius. Die Unterscheidung dieser letztgenannten Windung wird bedingt von dem Vorhandensein der von Retzius als Sulcus brevis accessorius bezeichneten Furche auf der vorderen Fläche.

Nach dieser kurzen Beschreibung des normalen Reliefs des vorderen Inselläppchens wollen wir jetzt das durch die Vermehrung oder die Abnahme der Anzahl der Sulci breves geänderte Bild des Lobulus anterior etwas näher betrachten. Es erregt die Aufmerksamkeit dass, im Gegensatz zur Vermehrung der Sulci breves, eine Abnahme der Anzahl derselben nach Verhältniss ziemlich selten ist. Was die Furchen der oberen Fläche des vorderen Inselläppchens betrifft, obgleich sie bisweilen mehr oder weniger unvollständig ausgebildet waren, zeigte die obere Fläche nur einmal gar keine Sulci breves. In vier Fällen hatte sich nur *ein* Sulcus brevis auf der oberen Fläche entwickelt, indem in zwei Fällen der vordere und in zwei anderen Fällen der hintere Sulcus fehlte. Der Sulcus brevis accessorius ist hinsichtlich ihres Vorkommens sehr konstant und meistens auch scharf ausgeprägt.

Dem vorderen Sulcus brevis (der oberen Inselfläche) haben Ebenstaller [1]) und Cunningham [2]) in Vergleich mit dem hinteren eine grössere Bedeutung gegeben. Letzterer würde der vorderen kürzeren Furche hinsichtlich seiner Ausbildung zurückbleiben. Cunningham sagt in dieser Hinsicht: „Of the two Sulci which separate the three gyri breves, the anterior, termed by Ebenstaller the Sulcus anterior, is always well expressed; . . . . . as a rule the second Sulcus is merely a shallow depression of a triangular form which intervenes between the upper portions of the gyrus secundus, and the gyrus tertius". Meine Befunde widersprechen diese Angabe. Eine Differenz in der Ausbildung beider Sulci breves konnte ich nicht nachweisen. Wäre eine solche vorhanden, so würde der vordere Sulcus brevis durchschnittlich eine grössere Länge oder Tiefe aufweisen oder die hintere Furche würde in Vergleich zur vorderen

---

[1]) Ebenstaller, O. Zur Anatomie und Morphologie der Insula Reilii; Anat. Anz. II Jahrg. n°. 22.
[2]) Cunningham l. c. Seite 96.

in mehreren Fällen fehlen. Letzteres war wie oben gesagt nicht der Fall und auch Ersteres kann ich nicht zugeben. Der hintere Sulcus brevis war öfters recht schön ausgeprägt, er blieb dem vorderen gar nicht zurück. Ebensowenig zeigte Letzterer Prädominanz hinsichtlich seiner Länge, denn wie noch unten hervorgehoben werden soll, konnte ich bei beiden Furchen in ebensovielen Fällen eine Verlängerung bis auf den Inselpol constatiren.

Nebst der Verminderung der Furchenanzahl haben wir die Vermehrung derselben genauer zu studiren. Wie schon gesagt war eine Vermehrung der Sulci breves in 40.8°/₀ nämlich in 20 Fällen zu constatiren. Statt vier Gyri breves verlaufen solchenfalls fünf oder sechs mehr oder weniger abgegrenzte Windungen, vom Inselpole strahlweise ausgehend zur Peripherie. Wir können dabei unterscheiden, ob die Vermehrung der Furchenanzahl auf der oberen, auf der vorderen, oder auf beiden Flächen zu gleicher Zeit stattfindet. Letzterer Zustand kam mir nicht zur Beobachtung. Dagegen hatte sich die Anzahl der Sulci breves der oberen Fläche in 14 Fällen vermehrt, unter diesen zeigte nur eine Insula vier Sulci und somit fünf Gyri breves auf der oberen Fläche. Bei den übrigen (dreizehn) hatte sich die Furchenanzahl nur mit einer vermehrt. Auf der vorderen Fläche fand sich nur eine Furche, der Sulcus brevis accessorius.

Im Gegensatz zu dieser Insula, zeigten fünf Insulae eine normale obere Fläche, aber auf der vorderen Fläche hatten sich zwei Furchen entwickelt.

Eine Insula zeigte vier Sulci breves auf der oberen Fläche, aber es fehlte der Sulcus brevis accessorius; die vordere Inselfläche umfasste dementsprechend nur eine Windung.

Hieraus folgt dass nur *eine* Insel, *es war eine linke*, sechs Gyri breves umfasste; die übrigen neunzehn zeigten nur fünf kürzere Windungen am vorderen Lobulus.

Die Ansicht, als würden ein oder mehrere bestimmte Gyri sich verdoppelt haben bei den mehr als normal gewundenen Insulae ist eine sehr willkürliche Anschauungsweise. Nicht nur sind keine sicheren Anhaltspunkte für die Entscheidung, welche der Windungen sich in einer bestimmten Fall verdoppelt hätte, beizubringen, aber auch bleibt es noch immer die Frage, ob es überhaupt richtig sei von der Verdopplung irgend einer Windung zu reden. Deshalb habe ich umgangen bei der obigen Darstellung diesen Terminus zu benutzen.

Zum Schluss einige Bemerkungen hinsichtlich der Furchung des Inselpoles. In 60°/₀ der Fälle fand ich denselben geteilt. Diese Polfurchung wurde entweder von einer kleinen isolirten Furche veranlasst,

dem Sulcus polaris (Retzius) oder sie wurde von der Verlängerung eines oder beider Sulci breves der oberen Fläche verursacht. Dementsprechend zeigte sich bisweilen eine Dreiteilung des Pols. In 14 Fällen war ein Sulcus polaris vorhanden. Bei den Inseln der ersten Gruppe konnte ich 9 Mal eine Verlängerung der Sulcus brevis I und 8 Mal eine Verlängerung des Sulcus brevis II bis auf den Pol nachweisen; hinsichtlich der Insulae der zweiten Gruppe war der Sulcus brevis I zwei Mal, des Sulcus brevis II (das heisst die mittelere Furche) fünf Mal bis auf den Inselpol verlängert. Eine derartige Verlängerung des Sulcus brevis III liess sich niemals nachweisen

Ueber die frontalen Opercula und ihre Verhältnisse zur Insula.

Der zweite Abschnitt dieser Abhandlung beschränkt sich auf die Hervorhebung einzeler Thatsachen hinsichtlich der Morphologie der Opercula. In Bezug auf eine ausführliche Darstellung der Formverhältnisse dieser Hirnteile verweise ich nach den vortrefflichen Arbeiten von Ebenstaller, Cunningham und Retzius, wie oben citirt.

Bei der Studirung der Opercula kommen zunächst die Rami anteriores Fissurae Sylvii in Betracht. Hinsichtlich des Vorkommens dieser Äste können wir bekanntlich drei Haupttypen unterscheiden. In der grossen Mehrzahl der Fälle (sieh unten) sind zwei solche Rami anteriores auf zu weisen; zweitens giebt es Fälle, wo sich nur ein einzelner vordere Ast entwickelt hat, und drittens können die zwei vorderen Äste mit gemeinsamem Furchenanfange aus der Sylvischen Furche entspringen. Letzterer Zustand ist von Ebenstaller als eine Uebergangsform zwischen den obenerwähnten hervorgeführt worden.

Die Untersuchung, welche sich auf 50 Hemisphären erstreckte, ergab in Bezug auf das Vorkommen dieser drei Haupttypen, dass in 28 Fällen, das heisst in 56°/₀ zwei ganz selbstständige Äste sich entwickelt hatten. Dagegen war in 9 Fällen, das heisst in 18°/₀ nur ein einziger vorderer Ast an der Sylvischen Furche nachzuweisen, und in 13 Fällen (26°/₀) entsprangen zwei Rami anteriores mit gemeinsamem Furchenanfang aus der Fissura Sylvii (sogenannte Y-Form). Dabei habe ich immer die Bedingung vorausgesetzt, dass nur solche Furchen als Rami anteriores Fissurae Sylvii bezeichnet werden können welche *vor* dem Sulcus praecentralis und aus der Tiefe der Fossa Sylvii entspringen. (Ebenstaller[1]), Cunningham[2])).

Aus den mitgetheilten Zahlen ergiebt sich dass nur in 18°/₀ der

[1]) Ebenstaller, O. Das Stirnhirn 1890 Seite 17.
[2]) Cunningham, D. J. l. c. Seite 87.

Fälle ein Operculum triangulare gänzlich fehlte. In der grossen Mehrzahl der Fälle ($82^{0}/_{0}$) hatte sich ein intermediäres Operculum zwischen dem parieto-frontalen (oberen) und dem orbitalen (vorderen) Operculum eingekeilt. Dabei hatte dasselbe sich vollständig entwickelt ($56^{0}/_{0}$) oder dessen Entwicklung war in der Weise zurück geblieben dass die angrenzenden Opercula dasselbe von der Fissura Sylvii abgedrängt hatten ($26^{0}/_{0}$).

Diese Ergebnisse stimmen nicht mit den Angaben von Ebenstaller und Cunningham überein. Denn indem der erstgenannte Autor nicht ganz in der Hälfte der Fälle ($45^{0}/_{0}$) zwei selbständige Rami anteriores und in $24^{0}/_{0}$ ein einzelnen vorderen Ast an der Fissura Sylvii nachweisen konnte, fand Cuningham bei 80 Hemisphären in $37.5^{0}/_{0}$ zwei selbstständige Äste, in $30^{0}/_{0}$ einen einzelnen Ast und in $32.5^{0}/_{0}$ zwei Äste mit gemeinsamem Furchenanfang. Meine Untersuchungsobjekte zeigten somit eine mehr komplicirte Ausbildung der betreffenden Opercula; ein Operculum triangulare fehlte nur in $18^{0}/_{0}$ der Fälle.

Cunningham hat darauf hingewiesen, dass sich eine bilaterale Differenz zeigt in der Entwicklung der Rami anteriores Fissurae Sylvii. Nämlich fand dieser Autor bei 46 rechten und 34 linken Hemisphären dass ein einzelner vorderer Ast sich bei $41.3^{0}/_{0}$ der rechten und bei $14.7^{0}/_{0}$ der linken Hemisphären entwickelt hatte; so zeigten sich zwei vollständig getrennte Äste rechts in $32.6^{0}/^{0}$, links in $41.1^{0}/_{0}$, und in $26.1^{0}/_{0}$ der rechten Hirnhälfte und $41.1^{0}/^{0}$ der linken war derjenige Zustand vorhanden, wo die zwei Rami anteriores mit gemeinsamem Stamm aus der Sylvische Furche hervorkamen.

Auch meine Befunde sprechen für das Bestehen einer derartigen Differenz, indem ich gleich wie Cunningham die vordere Verästelung der Fissura Sylvii der linken Seite durchschnittlich mehr komplicirt ausgebildet fand als diejenige der rechten Seite. Denn ein einziger Ast liess sich in 7 Fällen an der rechten Seite und nur zweimal an der linken Seite beobachten. Zwei selbstständige Rami anteriores waren in 13 Fällen an der rechten und in 16 Fällen an der linke Seite entwickelt. Der dritte Zustand, die sogenannte Y-Form der Rami anteriores, fand ich rechts in 5, links in 7 Fällen. In Procenten ausgedrückt ergiebt sich also, dass bei $28^{0}/_{0}$ der rechten und bei nur $8^{0}/_{0}$ der linken Hemisphäre ein Operculum triangulare fehlte; letzteres hatte sich dagegen in $52^{0}/_{0}$ der rechten und $64^{0}/_{0}$ der linken Hälften vollständig ausgebildet und bei $20^{0}/_{0}$ der rechten und $28^{0}/_{0}$ der linken Hemisphäre war die Entwicklung des Operculum triangulare eine unvollständige, wo dasselbe durch das Operculum parieto-frontale und das Operculum orbitale von der Sylvischen Furche abgedrängt war.

Die bilaterale Differenz in der Ausbildung der frontalen Opercula, wo die linke Seite durchschnittlich einen höheren Entwicklungsgrad zeigte, steht in keinem Zusammenhang mit der schon obenerwähnten bilateralen Differenz in der Entwicklung des vorderen Inselläppchens. Diese gegenseitige Unabhängigkeit in der Ausbildung ergab sich aus einer Vergleichung der betreffenden Hirnteile miteinander, welche eine grosse Unregelmässigkeit zeigte in dem Zusammentreffen einer gröszeren resp. geringeren Ausbildung der frontalen Opercula mit einem mehr komplicirten resp. einfacher ausgebildeten Lobulus anterior Insulae.

Wenn ich jetzt das Verhalten der Innenfläche des Operculum triangulare, oder wenn letzteres fehlt, der Innenseite des einzelnen Ramus anterior zur Insula näher in 's Auge fasse, so werde ich dabei etwas ausführlicher auf denjenigen Zustand eingehen wo die Rami anteriores mit gemeinsamem Furchenanfange aus der Sylvischen Furche hervorkommen.

Wie schon oben bei der Besprechung der insulären Pyramideform hervorgehoben worden ist, korrespondirt der Ramus anterior Fissurae Sylvii, wenn nur ein einziger Ast vorhanden ist, mit der scharfen Kante zwischen vorderer und oberer Inselfläche. Nur in zwei Fällen hatten sich dabei die Wachstumsverhältnisse derart geändert, dass der Ramus anterior nicht mehr der erwähnten scharfen Kante anlag, sondern hinsichtlich letzterer nach hinten gerückt war. Dementsprechend korrespondirte die Innenfläche des Operculum orbitale solchenfalls nicht nur mit der vorderen Inselfläche, sondern auch noch mit dem dem Gyrus brevis I Insulae angehörenden vorderen Teile der oberen Inselfläche. Die Innenfläche des Operculum parieto-frontale korrespondirte somit nur mit dem hinteren grösseren Teile der oberen Inselfläche.

In denjenigen Fällen, welche ein vollständig entwickeltes Operculum triangulare und somit zwei selbstständige Rami anteriores Fissurae Sylvii zeigten, korrespondirte zwölfmal (ich untersuchte 24 Objecten über diesen Gegenstand) die Innenfläche des betreffenden Operculum mit der oberen Fläche des Gyrus brevis I Insulae. Solchenfalls war die obere Inselfläche bedeckt von einer dreieckigen operculären Innenfläche, deren vorderer Teil die Innenfläche des Operculum triangulare, deren hinterer Teil die Innenfläche des Operculum parieto-frontale umfasste. In der anderen Hälfte dieser 24 Fälle korrespondirte die Innenfläche des triangulären Operculum entweder mit der schon öfters erwähnten zwischen oberer und vorderer Inselfläche eingekeilten fünften Facette oder mit dem oberen Teile der vorderen Inselfläche; alsdann korrespondirte letztere im unteren Teile mit der Innenfläche des orbitalen und im oberen

Teile mit der Innenfläche des triangulären Operculum. Die Korrespondenz mit der fünften Facette zeigte sich in 7, und diejenige mit der vorderen Inselfläche in 5 Fällen.

In seiner bekannten Monographie „Das Stirnhirn" gab Ebenstaller eine ausführliche Darstellung der Variationen, welchen die vordere Verästelung der Fissura Sylvii unterworfen sein kann. Der wie wir oben gesehen haben öfters auftretende Zustand, wo die Rami anteriores mit gemeinsamem Furchenanfang aus der Fissura Sylvii entspringen, deutet der genannte Autor als Uebergangsform zwischen denjenigen Zuständen wo sich ein einzeler Ast oder wo sich zwei Äste entwickelt haben. Auch hinsichtlich der Entwicklung des Operculum triangulare können wir ihm als Zwischenform ansprechen, indem dabei dasselbe unvollständig ausgebildet ist. Allein diese unvollständige Entwicklung zeigt sich nicht nur in der Abdrängung von der Fissura Sylvii mittels der Opercula parieto-frontale und orbitale, sondern sie offenbart sich auch in dem Verhalten des Operculum triangulare zur Insulaoberfläche: in den Fällen wo die Rami anteriores mit gemeinsamem Furchenanfang aus der Fissura Sylvii entspringen steht die *Innenfläche des Operculum triangulare nicht mehr in Korrespondenz mit der Oberfläche der Insel.* Zur Erläuterung dieser Erscheinung wollen wir die Verhältnisse an den Opercula in den erwähnten Fällen etwas näher studiren.

Der gemeinsame Stamm fängt an der vorderen Inselecke an, da wo die obere und die vordere Inselrinne sich treffen, und verläuft, von der operculären Innenseite betrachtet, als *einheitliche* Furche zur freien operculären Rand. In der Richtung nach der Hirnoberfläche zu, gabelt er sich, dabei das Operculum triangulare zwischen sich fassend. Die ganze der vorderen und oberen Inselfläche anliegende operculäre Innenfläche macht somit den Eindrück als hätte sich nur ein einziger Ramus anterior Fissurae Sylvii entwickelt. Nur bei Betrachtung der oberen operculären Fläche zeigt sich dass eine Gabelung stattgefunden hat. Hieraus folgt dass das Operculum triangulare nicht mehr der Inseloberfläche anliegt. Die dasselbe begrenzenden Opercula orbitale und parieto-frontale haben sich zwischen der Innenfläche des Operculum triangulare und der Inseloberfläche eingedrängt und treffen einander somit unter das Operculum triangulare. Dort bilden dieselben die Begrenzung einer Furche, welche offenbar den Anfangsstamm der Rami anteriores repräsentirt. Statt der Inseloberfläche liegt die Innenfläche des Operculum triangulare einem Teile der oberen Fläche der Opercula orbitale und parieto-frontale an, welche dementsprechend an dieser Stelle eine Vertiefung zeigen. Das Operculum triangulare ist in einer von den beiden angrenzenden Opercula gebildeten Nische aufge-

nommen. Letztere hat sich dem Operculum triangulare angepasst, welches in den grossen Mehrzahl der Fälle keilförmig ist. Die Basis dieses Keils sieht nach aussen (oben), die Spitze, welche meistens eine mehr oder wenig scharfe Kante vorstellt. nach unten (innen) und drängt sich zwischen die Opercula orbitale und parieto-frontale ohne jedoch die Inseloberfläche zu erreichen. In einem Falle war das Operculum triangulare, der geringeren Ausbildung entsprechend, zungenförmiger Gestalt; die angrenzende Opercula zeigten eine dem Operculum triangulare entsprechende flache Vertiefung.

Ein Vergleich der beschriebenen drei Haupttypen der vorderen Verästelung der Fissura Sylvii mit einander thut hervorkommen, dass es hier wesentlich um eine mehr oder weniger vollständige Ausbildung des Operculum triangulare handelt. Die meist vollständige Entwicklung zeigt letzteres, wenn zwei ganz selbstständige Rami anteriores sich ausgebildet haben. Eine grössere oder kleinere Innenfläche des genannten Operculums korrespondirt solchenfalls mit einem Teile der Inseloberfläche. Durch dieses werden die Opercula orbitale und parieto-frontale von einander getrennt. Mit einer geringeren Ausbildung des intermediären Operculum geht eine grössere Ausbildung der Opercula orbitale und parieto-frontale parallel. Diese morphologische Kompensation ist, falls keine Defekte in der Inselbedeckung bestehen, eine vollkommene. Wenn die mit der insulären Oberfläche korrespondirende Innenfläche des Operculum triangulare, einer geringeren Ausbildung des letzteren entsprechend, einen geringeren Umfang zeigt, so haben sich damit in Uebereinstimmung die Innenflächen der Opercula orbitale und parieto-frontale vergrössert. So kann die erstgenannte Innenfläche als ein sehr schmaler Saum sich zeigen, bis schliesslich das Operculum triangulare keine mit der Insel korrespondirende Innenfläche mehr besitzt. Solchenfalls sind die Opercula orbitale und parieto-frontale einander *unter* dem Operculum triangulare genähert unter Bildung einer Furche, dem gemeinsamen Anfangsstamm der Rami anteriores Fissurae Sylvii. Je nachdem die Ausbildung des Operculum triangulare eine geringere ist, zeigt die von den Opercula orbitale und parieto-frontale gebildete Schicht, welche das erstgenannte Operculum von der Inseloberfläche trennt, eine grössere Dicke. Schliesllich fehlt das Operculum triangulare vollständig und dementsprechend zeigt die Fissura Sylvii solchenfalls nur einen vorderen Ast.

In Uebereinstimmung mit den Fällen, wo nur ein einziger Ramus anterior sich entwickelt hat, korrespondirt auch in den Fällen, wo die beiden Rami anteriores mit gemeinsamem Furchenanfang aus der Fissura Sylvii entspringen, letzterer mit der scharfen Kante zwischen oberer und vorderer Inselfläche.

Bekanntlich kommt in vereinzelten Fällen eine mangelhafte Ausbildung des Opercularsystems vor, welche soweit ich sehe, immer den zum Lobus frontalis angehörende Opercula betrifft. Auch Ebenstaller [1]) z. B. ist dieser Ansicht und sagt über diesen Gegenstand: „ebenso ist es Thatsache, das ein „Unbedecktsein der Insel" wie am Fötushirne oder an Hirnen geistig defecter Personen, z. B. Mikrocephalen, Idioten u. dergl. wesentlich in mangelhafter Ausbildung gerade der das Operculum bildenden Teile der unteren Stirnwindung (Pars opercularis und Spitze der Pars triangularis) ihren Grund hat".

Bei meinen Objecten fand ich zwei Fälle, wo die Reil'sche Insel im vorderen Teile unbedeckt geblieben war. In beiden Fällen war das temporale Operculum normal ausgebildet, das Defekt fand ihren Grund in einer unvollständigen Ausbildung der frontalen Opercula. In einem dieser beiden Fälle, es war eine linke Hemisphäre, zeigten sich zwei selbstständige Rami anteriores Fissurae Sylvii und somit drei frontalen Opercula (parieto-frontale, triangulare und orbitale). Indem das Operculum triangulare und das Operculum parieto-frontale einander in ihrer Ausbildung nicht kompensirt hatten, war ein dreieckiges Defekt in der Insulabedeckung vorhanden. Der zweite Fall (eine rechte Hemisphäre) bot sehr auffallende Verhältnisse dar. Ein Operculum triangulare fehlte; das Defekt in der Insulabedeckung war viereckig. In sehr eigentümlicher Weise war die Pars opercularis der unteren Hirnwindung ausgebildet, denn nebst einer schön ausgebildeten Pars basilaris war eine von letzterer durch einen tiefen Sulcus diagonalis abgegrenzte *doppelte* Pars ascendens zu sehen. Als eine nach lateral konvexe Bogenwindung verlief dieselbe um eine zum System des Sulcus frontalis inferior zu rechnende tiefe Furche herum und setzte sich um den einzelnen Ramus anterior herum in die Pars orbitalis fort.

Der Abstand zwischen dem unteren Ende des Sulcus praecentralis inferior und der Stelle wo der Ramus anterior aus der Tiefe der Fissura Sylvii hervorkam, betrug gut 20 mM. Beiläufig sei noch erwähnt, dass diese Hemisphäre neben dem genannten noch mehrere grubigen Defekte zeigte, namentlich im Gebiete des Sulcus interparietalis.

Eine ausführliche Darstellung der in der Fossa Sylvii versteckt liegenden Flächen des Operculum parieto-frontale verdanken wir Retzius [2]). Nach diesem Autor können wir am oberen Operculum, ausser die obere zum Pallium gehörende Fläche, eine Superficies interna, welche der Reil'schen Insel zugewendet ist, und eine

[1]) Ebenstaller O. Das Stirnhirn 1890 Seite 107.

[2]) Retzius, l. c. Seite 113 und 131.

Superficies inferior, mit welcher das genannte Operculum dem Operculum temporale anliegt, unterscheiden. Die Grenzlinie zwischen unterer und innerer Fläche, bezeichnet der erwähnte Autor als Margo medialis, die Grenzlinie zwischen unterer und oberer Fläche wird als Margo lateralis bezeichnet. Mir scheint es vorteilhafter letztgenannten Rand als Margo externa und der mediale als Margo interna des Operculum parieto-frontale zu bezeichnen. Wie auch Retzius betont, ist die Margo externa in ihrem vorderen (frontalen) Teile öfters sehr undeutlich oder gar nicht ausgebildet.

Wie das Entstehen der Pyramideform der Insel ist die Ursache der Ausbildung und scharfen Abgrenzung der erwähnten Flächen mechanischer Natur. Unten werde ich, in Anschluss an einige andere Eigentümlichkeiten des Reliefs der in der Fossa Sylvii versteckt liegenden Flächen noch auf diesen Gegenstand zurückkommen.

Wie gesagt ist die Margo externa am frontalen Teile des Operculum parieto-frontale öfters gar nicht ausgebildet, dementsprechend besteht solchenfalls am Operculum superius frontale (Retzius) eine allmählige Uebergang zwischen der Superficies inferior und der oberen Fläche derselben. Der mediale Uferrand der Sylvischen Furche ist in seinem vorderen Teil wie abgerundet. Diese Abrundung geht parallel mit der Erscheinung, dass die frontale Opercula öfters mehr oder weniger weit von dem Operculum temporale überragt werden. Dieser Vorgang ist desshalb um so bemerkenswerther, da es niemals zur Beobachtung kommt, dass das Operculum temporale im vorderen Teile vom oberen Operculum überdekt wird. Letzteres Verhältniss findet sich dagegen, wie auch von Ebenstaller[1]) hervorgehoben ist, am hinteren Teile (hinter dem Sulcus centralis) der Fissura Sylvii; an letzterer Furchenstrecke zeigte sich aber niemals, dass der Rand des oberen Operculum vom temporalen Operculum überragt wurde. Damit in Einklang ist die Thatsache dass am hinteren Teile der Fissura Sylvii die Margo externa immer scharf ausgeprägt ist. Diese eigentümlichen gegenseitigen Verhältnisse der Uferränder der Fissura Sylvii verdienen ohne Zweifel unsere Aufmerksamkeit. Zur Würdigung ihrer Bedeutung sei mir eine kleine Abschweifung gestattet.

Heschl[2]) und namentlich Ebenstaller[3]) haben die Aufmerksamkeit gelenkt auf das Vorkommen eines eigentümlichen Verhältnisses am Sulcus centralis. Indem letzterer in seinem unteren Teile

---

[1]) Ebenstaller, l. c. Seite 11.

[2]) Heschl, R. Die Tiefenwindungen des menschlichen Grosshirns und die Ueberbrückung der Centralfurche. Wiener Medicinische Wochenschrift 1877 nr. 41 pag. 985—988; citirt nach Eberstaller.

[3]) Ebenstaller. l. c. Seite 32.

in schräger Richtung in die Hirnmasse einschneidet, überragt die untere Hälfte der hinteren Centralwindung einen Teil der vorderen und bildet somit ein „Operculum fissurae centralis". „Dies, sagt Ebenstaller, kann so weit gehen . . . . dass das untere Dritteil der vorderen Centralwindung vollständig operculisirt ist, und der Vorderrand der hinteren Centralwindung sich unmittelbar an die dritte oder untere Hirnwindung anlegt".

Eine analoge Erscheinung konnte ich mehrmals am Sulcus praecentralis inferior beobachten. Wenn wir die Ränder dieser Furche, welche in der Mehrzahl der Fälle eine tiefe Anastomose mit dem Sulcus frontalis inferior zeigt, auseinanderdrängen, so kommen sehr komplicirte Reliefverhältnisse zur Beobachtung. Was uns hier am meisten interessiert, ist die Thatsache, dass die Furchenwä de nicht gerade in die Tiefe abfallen; die Furche schneidet schief in die Hirnmasse ein. Eine in die Furche eingeführte Sonde zeigt einen nach innen, *hinten* und etwas medial gerichteten Stand. Der basale Teil und die Wurzel der mittleren Frontalwindung und bisweilen auch der ihm angrenzende Teil der vorderen Centralwindung bilden zusammen ein als Operculum fissurae praecentralis inferioris zu bezeichnenden Kap. Letzteres, welches oft sehr stark ausgebildet ist, ist nach lateral (unten) und vorn gerichtet und verbirgt bei unversehrten Gehirnen den hinteren medialen Teil der dritten Frontalwindung.

Diese Verhältnisse, welche nicht zur Ausbildung kommen wenn der Sulcus praecentralis inferior und der Sulcus frontralis inferior von einander getrennt bleiben, (oberflächliche Ausbildung der lateralen Wurzel der mitteleren Hirnwindung) sind um so interessanter, da auch hier, analog mit den Erscheinungen an der Fissura Sylvii, niemals das Umgekehrte zu beobachten war. Die mittelere Stirnwindung wird in ihrem hinterem Teile niemals von der unteren Hirnwindung überragt.

Obenstehende Beispiele (und a priori ist zu erwarten dass auch an anderen Furchen der Hirnoberfläche solche Verhältnisse auf zu weisen sind) zeigen uns dass die beschriebenen eigentümlichen Beziehungen zwischen der lateralen und der medialen Wand der Fissura Sylvii keine nur bei dieser Furche vorkommende Verhältnisse sind.

Wie Ebenstaller ausführlich auseinander gesetzt hat, haben wir hier mit einer Differenz in der Wachstumsintensität der die Furche begrenzenden Windungen zu thun. „Ist, sagt der erwähnte Autor, schon die Furchenbildung an und für sich als stärkere Wachsthumstendenz der betreffenden Oberflächenpartie zu deuten, so beleuchtet die Schrägheit einer Furche auf welcher Seite derselben die Entwicklungstendenz im Laufe der Generationen eine grössere geworden ist".

In der Ausbildung der einzelen Windungen, welche dem Entstehen der Furchen zu Folge hat, zeigen also bestimmte Windungen eine Majorität in Vergleich zu benachbarten Windungen. Am unteren (lateralen) Teile des Sulcus centralis überragt die hintere Centralwindung den vorderen Gyrus centralis; am Sulcus praecentralis inferior zeigen der basale Teil und die Wurzel der mittleren Stirnwindung und der dieselben angrenzende Teil der vorderen Centralwindung eine grössere Entwicklungstendenz, indem der hintere Teil der unteren Stirnwindung in Vergleich zu den genannten Teilen in der Ausbildung zurückbleibt. Hinsichtlich der Fissura Sylvii zeigen vordere und hintere Furchenstrecke differente Verhältnisse: indem allmählig die operculären Ränder einander genähert sind und zusammenstossen zeigt am vorderen Teile das Operculum temporale, am hinteren Teile der betreffenden Furche das Operculum parietale eine grössere Wachstumsintensität in Vergleich zum gegenüberliegenden Operculum. Und schliesslich, die Thatsache dass wie ich schon bemerkte, bei keiner dieser Furchen umgekehrte Verhältnisse zur Beobachtung kommen, zeigt dass es hier um sehr gesetztmässige Vorgänge handelt.

Betrachten wir jetzt die der Insula anliegende Fläche des Operculum parieto-frontale. Diese Superficies interna operculi superioris besitzt eine annähernd dreieckige Gestalt. Die kürzere Seite dieses Dreieckes wird von dem Ramus anterior (ascendens) Fissurae Sylvii gebildet. Die zwei längeren Seiten, die sogenannte Margo interna und der Sulcus circularis Reilii superior, treffen einander nach hinten konvergirend in einem spitzen Winkel. Die genannte Innenfläche verjüngt sich somit nach hinten. Wie Retzius hervorgehoben hat, zerlegt eine konstante transversale Furche dieselbe in eine vordere zum Operculum superius frontale gehörende Fläche, und eine hintere kleinere zum Operculum superius parietale gehörende Fläche. Indem diese Grenzfurche mehr oder weniger parallel mit dem Ramus anterior Fissurae Silvii verläuft, besitzt der hintere parietale Teil der operculären Innenfläche eine dreieckige, der vordere frontale Teil eine unregelmässig viereckige rectanguläre Form. Die besagte Grenzfurche ist nach Retzius in dem „Sulcus transversus primus am parietalen Operculum" zu erblicken. „Von dem oberen Ende des Sulcus centralis insulae, sagt der erwähnte Autor, zieht in der Regel an der Innenfläche des Operculums eine Windung, welche transversal in die Unterfläche hinabsteigt Diese Windung könnte also als Grenze (zwischen parietalem und frontalem Teil) aufgeführt werden; richtiger ist es jedoch, die sie hinten begrenzende Furche dazu zu benutzen, um so viel mehr als diese Furche den Gyrus transversus primus des parietalen Operculums

vorne begrenzt, und von mir als der Sulcus transversus primus dieses Operculums aufgeführt worden ist".

Diese, ihrem morphologischen Werte entsprechend, als Sulcus centralis Operculi zu bezeichnen Furche ist fast immer schön ausgebildet und als die meist konstante der zur betreffenden Innenfläche gehörenden Furchen zu betrachten. Denken wir uns diesem Sulcus centralis Operculi mit dem Sulcus centralis Insulae einerseits, met dem Sulcus centralis Pallii (mittels des Sulcus subcentralis anterior) andererseits verbunden, so wäre eine vollständige Trennung zwischen frontalem und parietalem Teile der Hirnoberfläche vorhanden. Allein eine Anastomose mit dem Sulcus centralis Palli kam mir niemals zur Beobachtung.

Der Superficies interna Operculi superiores frontalis gehören in der Mehrzahl der Fälle noch drei mehr oder weniger ausgeprägte, transversal verlaufende Furchen. Die Entwicklung derselben macht die Unterscheidung von vier transversal verlaufenden Windungen möglich. Die meist nach vorne gelegene Windung bezeichnet Retzius als Gyrus posterior rami anterioris ascendentis (fissurae Sylvii); die drei hinteren werden als Gyrus antidiagonalis. Gyrus antipraecentralis und Gyrus anticentralis bezeichnet, deren Korrespondenz mit dem Sulcus diagonalis, dem Sulcus praecentralis und dem Sulcus centralis des Palliums gemäss.

Obgleich der erwähnte Autor dieser Benennung keine besondere Bedeutung zuschreibt, kann dieselbe zu jener Vorstellung Anlass geben, als wäre eine genetische Beziehung zwischen den Furchen und Windungen der operculären Innenfläche und denjenigen der oberen Fläche des Operculums nachzuweisen. Zur Annahme einer derartigen Anschauungsweise besteht kein Grund. Die Art der Entwicklung der Furchen und Windungen der operculären Innenfläche ist gleich wie die Ausbildungsweise der Furchen und Windungen der übrigen Hirnoberfläche, von der physiologischen Dignität der Hirnrinde bestimmt. Dass diese Rindeteile sich als in der Fossa Sylvii versteckt liegende Flächen verhälten, ist ein secundäres Ereigniss welches als solches die Art der Furchenbildung nicht beherrscht. Nicht aber zu bezweifeln ist, dass die speziellere *Form* der einzelnen Windungen der in der Fossa Sylvii versteckt liegenden Flächen (operculären und auch insulären Flächen) von den früher besprochenen mechanischen Beziehungen zwischen insulären und operculären Teilen beeinflusst wird. Auf diesen letzten Gegenstand werde ich unten noch einmal zurückkommen.

Dem Gesagten entsprechend korrespondiren die einzelnen Gyri der Innenfläche nicht immer mit denselben Furchen der oberen Fläche und zweitens wenn die Anzahl der Windungen sich vermehrt oder

vermindert hat, wie sich öfters zeigt, so reicht die erwähnte Bezeichnung durchaus nicht mehr aus. Auf Grund dieser Erwägungen halte ich die von Retzius gegebene Benennung für verwerflich und werde die betreffenden Windungen, wo nötig mit römischen Ziffern andeuten, dabei von vorne nach hinten zählend. Den Gyrus posterior rami anterioris ascendentis (fissurae Sylvii) werde ich also als Gyrus I, den Gyrus antidiagonalis als Gyrus II u. s. f. der Innenfläche des oberen frontalen Operculum bezeichnen.

Vertikale Hirndurchschnitte im Bereiche des Inselbezirkes und auch die Vergleichung der einander anliegenden operculären und insulären Flächen miteinander lehren, dass die Reliefsverhältnisse der einander zugewendeten Flächen sich an ihre Form angepasst haben. Erhabenheiten der insulären Flächen korrespondiren mit Vertiefungen der anliegenden operculären Flächen und umgekehrt. Das Relief der oberen Inselfläche greift zahnradartig ins Relief der Innenfläche des oberen (parieto-frontale) Operculums; ebenso alterniren die Windungen der vorderen Inselfläche mit denjenigen der Innenfläche des vorderen (orbitalen) Operculums und auch die Reliefsverhältnisse der unteren Inselfläche und der Innenfläche des unteren (temporalen) Operculums zeigen eine gegenseitige Anpassung.

Oben habe ich ausführlich besprochen dass das Zustandekommen der Paramideform der Insel, die scharfe Abgrenzung der drei Inselflächen, sich aus der Ueberdeckung des Inselbezirkes von den Opercula erklären lässt. Es ist leicht einzusehen, dass auch hier, bei der Ausbildung der feineren Formverhältnisse der insulären und operculären Flächen, mechanische Factoren im Spiele sind. Bei der Betrachtung der Form der Windungen dieser Rindenteile müssen wir also, wie auch Rüdinger [1]) hervorhebt, die gegenseitigen mechanischen Beziehungen berücksichtigen. Um aber über diese Vorgänge klar zu werden, müssen zwei Sachen scharf von einander unterschieden werden.

Insuläre wie operculäre Flächen zeigen beide wirkliche Furchen und Windungen, deren Entstehung der Ausdruck von inneren Wachstumsverhältnisse der bezüglichen Rindeteile ist und welche somit an beiden Flächen eine gewisse Selbstständigkeit besitzen. Durch ein secundäres Erreigniss aber, nl. das Ueberdecktsein der Insel von den Opercula, sind die Inseloberfläche und die operculären Flächen miteinander in Beziehung getreten. Die Beziehung, welche also secundärer Natur ist, zeigt sich nicht ohne Einfluss auf die Reliefsverhältnisse der betreffenden Flächen. Die *Form* der einzelnen Win-

[1]) Rüdinger. Ein Beitrag zur Anatomie des Sprachcentrums. Beiträge zur Biologie, Jubiläumsschrift für v. Bischoff, Stuttgart 1882.

dungen kann sich nicht frei ausbilden; ihre gleichmässige Wölbung kann nicht ungestört vor sich gehen. Die Reliefsverhältnisse sind gezwungen sich gegenseitig an ihre Form anzupassen. Diese Anpassung äussert sich in der Ausbildung von Erhabenheiten und Vertiefungen, welche in Gegensatz zu wirklichen Furchen ein sanfteres Gepräge besitzen.

Indem in der grossen Mehrzahl der Fälle die Windungen der einander zugekehrten Flächen, der beschriebenen Anpassung entsprechend, mit einander alterniren, und demzufolge mit den wirklichen Furchen der anliegenden Fläche korrespondiren, is dies nicht immer der Fall. Die Alternation is bisweilen eine unvollständige indem sich eine Korrespondenz von zwei Windungen zeigt. Hat sich solchenfalls eine dieser letzteren stark ausgebildet, so ist die andere, mit der erstgenannten korrespondirende Windung, dementsprechend eingedrückt. Statt wie eine Erhabenheit zeigt sich letztere Windung wie eine grubig vertiefte Stelle. Zum Beispiele beobachtete ich solche Verhältnisse am Gyrus III der Superficies interna Operculi superioris frontalis, welcher in einigen Fällen mit dem solchenfalls stark erhabenen Gyrus brevis Insulae III korrespondirte.

Diese Unregelmässigkeit in der Alternation der Windungen der einander zugekehrten Flächen, bietet als solches nichts Auffallendes dar, wenn wir in Erwägung ziehen, dass die beiden das Relief der bezüglichen Flächen bestimmenden Momenten zwei ganz verschiedene Vorgänge sind.

Wir können also den folgenden Schluss aufstellen: Bei der Ausbildung der Formverhältnisse der Insula Reilii und der dieselbe bedeckenden Opercula greifen zwei Vorgänge ineinander. Wird zwar die Art der Entwicklung der Hirnwindungen und Furchen von inneren Wachstumsverhältnissen bedingt, es ist immerhin daneben bei der Betrachtung der bezüglichen Rinden oberflächeteile noch ein mechanisches Moment zu berücksichtigen. Indem im Laufe der Entwicklung die Opercula das insuläre Bezirk überwölben und schliesslich mit ihren die Begrenzung der Fissura Sylvii bildende Ränder zusammenstossen, s. zeigt sich demzufolge am ausgebildeten Gehirne eine vollständige Anpassung der Formverhältnisse der einander zugewendeten in der Fossa Sylvii versteckten Teile. Diese Anpassung, welche somit ihren Grund hat in den entstandenen beschränkten Raumverhältnissen, äussert sich einerseits in der Ausbildung der Pyramideform der Insula und der scharfen Abgrenzung der inneren Flächen der Opercula, andererseits in dem Zustandekommen der oben beschriebenen eigentümlichen Beziehungen zwischen den Reliefverhältnissen der einander anliegenden insulären und operculären Flächen.

LA PLACENTATION HUMAINE,

PAR

le docteur P. C. T. VAN DER HOEVEN,

Amsterdam.

C'est par la dernière publication du professeur de l'Université de Leyde, M. Siegenbeek van Heukelom, dont nous déplorons encore la mort prématurée, que la doctrine de la placentation humaine est entrée dans une nouvelle phase.

Après lui, M. Peters, de Vienne, dans une étude beaucoup plus étendue, mais moins clairement rédigée, a mentionné de pareils résultats. Les deux savants se bornaient à des ovules humains bien jeunes, de quelques jours au plus. Quant aux ovules plus âgés, et particulièrement les vieux placentas, ils n'en parlaient pas, ou seulement d'une manière hypothétique. Il vaudra donc probablement la peine d'examiner ces stades de plus près, et de voir comment les divers éléments primitifs des cellules du placenta changent ou disparaissent en grandissant, et ce que deviennent les couches de cellules trouvées par van Heukelom.

L'ovule une fois fécondé, nous le voyons se diviser bientôt, jusqu'à être composé de quatre sphères de segmentation. En continuant de se diviser, les cellules se groupent dans une mince couche en faisant cercle autour d'une seule cellule centrale (Hubrecht). Après cela, les cellules se multiplient, aussi bien celles de la couche circulaire, qui cependant reste simple, que celle du centre.

Le résultat est donc une petite quantité de cellules, entourées d'un cercle d'autres cellules. Quand cette morula continue de grandir, nous voyons en même temps se produire un creux dans la masse centrale; la plupart de ces cellules centrales resteent à un endroit reliées à la couche du bord; le reste, en couche simple, recouvre l'intérieur du bord autour du creux. La morula est devenue une blastula, la mûre est changée en sac à double paroi et contient une boulette qui se trouve quelquepart contre la paroi. Dès ce moment, M. Hubrecht nomme la paroi extérieure, épaisse d'un cellule, *trophoblaste*, et la paroi intérieure hypoblaste périphérique.

La boulette est la *protubérance embryonnaire;* elle contient les germes de l'épiblaste formatif et l'*hypoblaste* proprement dit.

Ce stade n'a pas encore été observé chez l'homme.

Quand l'ovule continue de se développer, il subit une série de changements, que nous passerons sous silence, s'ils ne concernent pas le trophoblaste. Celui-ci se met à végéter. Cependant cela ne se fait pas d'une manière assez régulière pour que la paroi reste lisse autour de l'embryon, et qu'elle soit composée partout du même nombre de couches; au contraire, cela se fait plutôt irrégulièrement, de sorte que la surface devient inégale; et là où la végétation est la plus forte, se produisent des excroissances, colonnes de trophoblaste. Chez tous les mammifères, le trophoblaste se charge, d'une manière ou d'une autre, de l'alimentation de l'ovule. Bien des fois sa proximité cause la perdition du tissu maternel; par là, les vaisseaux maternels s'ouvrent, de sorte que le sang coule dans les creux entre les végétations du trophoblaste. Chez les animaux, les villosités de l'allantoïde peuvent en même temps se développer dans les creux entre les masses de trophoblaste (Hubrecht).

M. Siegenbeek van Heukelom se présente la chose autrement. Selon lui, le trophoblaste, se composant après de plus d'une couche, au lieu d'une seule, reste solide et garde une surface unie. Le trophoblaste corrode des vaisseaux de la mère, et le sang répandu par là, pénétrerait dans la couche solide de trophoblaste, anéantirait des cellules de trophoblaste et produirait ainsi des lacunes dans la couche. La couche solide de trophoblaste se change en un tissu spongieux de bandes de trophoblaste. Monsieur Siegenbeek van Heukelom admet tout cela pour expliquer le fait constaté par lui, que les principales bandes de trophoblaste sont dans un rapport périphérique l'une avec l'autre, en d'autres termes que le tout est enveloppé d'un tissu de trophoblaste, percé de trous par lesquels passe le sang qui se jette entre les bandes.

A mon avis, ce cours des choses ne serait pas indispensable pour expliquer ce fait, puisqu'il est clair que d'un tissu qui se développe d'une manière irrégulière et ne peut s'étendre librement de tous côtés (van Heukelom aussi admet que l'ovule se trouve déjà dans l'utérus), surtout à la périphérie où la végétation est le plus empêchée, les bouts se courberont et se toucheront. Les colonnes du trophoblaste s'enterrent dans les tissus maternels. Cette idée d'accroissement de la végétation ne peut guère susciter de difficultés, lorsqu'on connaît la propriété du trophoblaste de corroder les tissus.

Il n'est pas question d'un développement dans un creux formé d'avance, si ce n'est dans les lacunes du trophoblaste même. Du reste, cela ne s'expliquerait pas trop bien.

Non seulement cette hypothèse était inutile, mais encore elle

n'était probablement pas tout à fait exacte. Pourquoi, par exemple, le sang de la mère exerce-t-il si peu son action corrodante au bord périphérique du trophoblaste? Ici, le procès se borne à la formation de quelques trous, tandis qu'on s'attendrait à le voir développer le plus de force en ces endroits où il se montre d'abord. La paroi périphérique de trophoblaste est beaucoup moins développée dans l'ovule jeune, représenté dans les figures de M. Peters, que dans l'ovule, plus âgé dont parle le professeur van Heukelom. Cela peut être une conséquence de prolifération, tandis qu'en admettant que le tissu soit corrodé, on s'attendrait à voir le contraire. En second lieu la question, qui sera traitée plus tard, se pose, comment cette interprétation suffirait à expliquer qu'une villosité normale est toujours couverte d'une seule couche de syncytium et d'une seule couche de cellules de Langhans, qui ne sont pas corrodées. Et en troisième lieu la chose est contredite par ce que nous trouvons chez les animaux: chez opossum on trouve de l'alibin dans ces lacunes (Hubrecht). Je m'étends sur cette différence d'opinion relativement petite, parce que, comme on va le voir tout à l'heure, mon interprétation me permet d'admettre du commencement jusqu'à la fin de la grossesse, le même cours des choses. Il me semble que le placenta (sic) de quelques jours, et celui de neuf mois s'accroissent et se transforment d'après les mêmes lois, et que par conséquent, on a tort de parler d'un premier et d'un second stade.

Nous en parlerons tantôt.

Supposons que l'ovule soit devenu un embryon entouré d'une paroi, composée d'un amnios et d'un chorion sans villosités, mais portant une végétation de trophoblaste, qui a ouvert des vaisseaux de la mère. Du sang maternel se jette entre les colonnes de cellules végétantes. Dans le plus jeune ovule, examiné par M. Peters, les villosités du chorion commencent à se développer, et nous voyons déjà dans ce que nous nommions jusqu'ici trophoblaste deux espèces de cellules, syncytium et cellules de Langhans.

Le syncytium forme encore la couche extérieure des colonnes du trophoblaste, et la couche extérieure de la paroi utriculaire de l'ovule. C'est une masse égale de protoplasme, dans laquelle se trouvent souvent de belles graines, pointillées et dans laquelle on n'a jamais vu de limites. Les cellules de Langhans forment la majeure partie des colonnes du trophoblaste et se trouvent dans la paroi de l'ovule justement au dessous du syncytium. Dans les colonnes de trophoblaste on ne trouve pas autre chose; dans la paroi utriculaire il y a sous les cellules de Langhans une couche de tissu peu nuculaire.

Jusqu'ici on n'a pu observer le début des ces espèces de cellules,

ni leur rapport au trophoblaste de M. Hubrecht. Il n'existe donc sur leur origine que des hypothèses qui, il va sans dire, sont bien différentes. Ce qui, me paraît le plus probable, c'est que le syncytium est de l'épiblaste et la couche de cellules de Langhans le somatopleure. Les proliférations trophoblastiques chez l'homme seraient formées en partie par l'épiblaste, en partie par le mésoblaste. Je fonde cette hypothèse sur plusieurs considérations.

D'abord je crois que le caractère du syncytium en rapport avec ce que M. Hubrecht nous a appris sur le trophoblaste, démontre suffisamment que le syncytium a son origine dans le foetus et non dans la mère (épithélium de l'utérus). La propriété du trophoblaste de corroder les tissus du corps maternel et d'ouvrir des vaisseaux de la mère, se retrouve toute pareille dans le syncytium. La ressemblance est même si grande qu'on est tenté de les croire équivalents, c. à. d. de les prendre pour de l'épiblaste. Je puise les autres motifs de l'origine foetale du syncytium dans ses différentes propriétés, que je nommerai après, et qui montrent clairement que, d'un côté, il est le serviteur des vaisseaux du foetus, et que de l'autre côté, la situation dans laquelle il se trouve est étroitement liée à la force vitale de cette partie de l'ovule.

La couche de cellules Langhans, qui est plus éloignée de la mère que le syncytium, doit être, si le syncytium appartient à l'ovule, à fortiori d'origine foetale. La supposition que cette couche de cellules soit un produit de l'épiblaste comme le syncytium, me semble peu admissible, parce qu'il faudrait alors admettre que les deux couches d'épithélium subsisteraient l'une à côté de l'autre tout en restant indépendantes l'une de l'autre. Je ne suis pas non plus d'avis que l'une des couches naît de l'autre. Le syncytium ne se développe que par l'activité de la couche-mère elle-même, et sans le synergisme d'éléments qui, provenant d'une couche voisine, lui étaient étrangers. On peut voir ceci surtout dans des ovules qui ne sont pas trop jeunes. Alors les antennes, dont nous parlerons tantôt, jouent un grand rôle. L'origine des cellules de Langhans du syncytium est en outre suffisamment contredite par le fait qu'on trouve quelquefois de très belles figures de karyokynese, qui démontrent la naissance de cellules de Langhans des cellules-mères, et aussi par la présence de glycogen qui manque dans le syncytium.

Si les cellules de Langhans ne sont pas de l'épiblaste, leur origine mésoblastale devient très probable. Si nous considérons un jeune ovule de hérisson, que M. Hubrecht [1]) représente dans une

[1]) Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verhandelingen der Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam 1895.

figure, nous voyons que la paroi utriculaire de l'ovule est composée comme suit: une couche d'épithélium de l'amnios, une couche de cellules du somatopleura, un espace vide, autre couche de cellules de somatopleura et enfin sa végétation trophoblaste: La couche de cellules de somatopleura de l'amnios devient le stroma de l'amnios, et se reconnaît même dans un placenta de neuf mois, sous la forme d'une seule couche de cellules.

C'est la couche des cellules de somatopleura sur la masse de trophoblaste dans le chorion, que chez l'homme je regarde comme le lieu d'origine des cellules de Langhans, qui croissent, en même temps que la végétation de trophoblaste, dans laquelle elles sont enfermées. Peut-être aussi ils contribuent un peu à la formation du stroma du chorion, comme nous l'avons constaté dans l'amnios. La plus grande partie du stroma du chorion cependant est le tissu de l'allantoide avec les vaisseaux ombilicaux, ou du moins un tissu ligamenteux qui accompagne les vaisseaux ombilicaux. Une petite partie du stroma naît de cellules de Langhans (somatopleura), qui forment du mesenchym et alors y entrent. En conséquence de tout cela nous voyons, pendant les mois suivants de la grossesse, disparaître les cellules de Langhans de dessous le syncytium.

Un peu plus tard, les villosités du chorion se forment. Dans la paroi utriculaire de l'ovule, là où les vaisseaux ombilicaux se trouvent, se produisent des gonflements qui ne se soucient pas de la présence des colonnes de trophoblaste. Ainsi se produisent des villosités, gisant dans les creux remplis de sang. Ces villosités, ainsi que la paroi même, sont couverts d'une seule couche de syncytium et une couche de cellules de Langhans. Ces villosités se grossissent encore de la même manière par des gonflements, et détachent, comme nous allons le voir tantôt, des amas de cellules, comme le faisait la paroi de l'ovule. Le procès est donc toujours le même, depuis le commencement jusqu'à la fin. Déjà dans l'ovule dont parle M. Peters, on voit le commencement de ce procès. Si la paroi utriculaire de l'ovule se gonfle dans un endroit où se trouve déjà une végétation du trophoblaste [1]), la nouvelle villosité sera apparemment poussée dans la colonne de trophoblaste, tandis qu'en réalité, la villosité pousse la colonne devant elle.

M. van Heukelom admet que le stroma croisse dans la masse de trophoblaste même, et non pas dans les interstices. Il appuie

[1]) Pour simplifier la chose, je me sers ici et ailleurs du mot trophoblaste pour désigner le syncytium et les cellules de Langhans, éléments végétants, sortant de la paroi de l'ovule.

son opinion sur la forme des villosités, qui, si je puis m'exprimer ainsi, portent un bonnet de tissu de trophoblaste. Ce bonnet serait la partie de trophoblaste que le stroma n'a pas encore attaqué. Si tel était en effet le cas, de pareils endroits devraient être beaucoup plus nombreux, abstraction faite de la tournure forcée qu'il faudrait donner à l'explication du fait que ce stroma corrosif respecte toujours une seule couche de cellules de Langhans et une couche de syncytium. En outre, il faut pourtant admettre plus tard un accroissement des villosités qui s'effectue par le gonflement des villosités et le développement des éléments du syncytium et ceux de Langhans. Donc encore les choses se passeraient au commencement d'une autre manière qu'à la fin. Je l'ai déjà dit: même sans les motifs cités, cela ne me paraît pas probable.

Je viens de parler des végétations des éléments de syncytium et des cellules de Langhans. Ces deux espèces de cellules subissent des changements dans le cours de la grossesse, qui principalement consistent en prolifération et dégénération. Commençons par le syncytium. Cela se voit le mieux dans un placenta au terme de la gestation autour des petites villosités entourées de toutes parts par le sang maternel. Ces villosités se composent souvent d'un peu de stroma, dans lequel se trouvent des vaisseaux sanguins avec de l'endothélium entourés de nulle autre chose que de beau syncytium nettement défini. (Les cellules de Langhans, comme nous l'avons dit plus haut, ont disparu).

Des cas où, après la mort de l'embryon, le placenta continue à s'accroître, il s'ensuit que celui-ci, donc le syncytium aussi, est nourri par le sang de la mère. Si la circulation maternelle fait défaut ou qu'elle soit insuffisante, le syncytium est nourri insuffisamment. Le plasme s'élargit et devient une masse rouge entourant la villosité, et le nombre des noyaux diminue. Quand la circulation chez la mère est insuffisante dans une partie du placenta (par l'accroissement des villosités la circulation dans les espaces intervilleuses change continuellement, de sorte qu'elle sera quelque part insignifiante ou nulle), ce procès de dégénération peut se développer tellement que dans une partie du champ de vision microscopique, ou même dans une partie visible de façon macroscopique, on ne voit qu'une masse rouge de syncytium beaucoup élargie, dont presque tous les noyaux ont disparu. (Les cellules de Langhans aussi subissent des changements, qui cependant nous mèneraient trop loin sur le domaine de la pathologie [1]).

---

[1]) Van der Hoeven. Junge menschliche Eier. Monatschrift für Gynaekologie 1902.

Les vaisseaux dans les villosités, qui comme on comprend, sont devenus alors inutiles, et le stroma des villosités dégénère. De moins en moins, la villosité se reconnaît dans la masse rouge. Ainsi se produit dans le placenta une partie, où il n'y a que la nécrose, une sorte de nécrose de coagulation, ce qu'on nomme l'infarctus.

Inversement, il y a de l'affinité entre la fonction du syncytium et la nutrition foetale: e. a. il procure probablement à la circulation foetale quelques matières nécessaires du sang de la mère. Il en résulte que là, où la circulation foetale a cessé, le syncytium n'est plus nécessaire. Aussi, dans de pareils cas, nous le voyons disparaître.

Cependant, le procès est autre que tout à l'heure: point de dégénération par l'insuffisance de l'alimentation, mais plutôt une sorte d'atrophie d'inactivité. Il n'y a plus que très peu de restes de noyaux.

En général, nous voyons que le syncytium est conservé jusqu'à la fin de la grossesse, tant que la circulation du sang continue, et que surtout le sang de la mère et celui du foetus exercent une action l'un sur l'autre.

A côté de ces dégénérations, se développent dans le syncytium des proliférations sur une grande échelle. Nous constatons alors la présence de gonflements en forme de massue, qui contiennent beaucoup de noyaux, et que M. van Heukelom nomme antennes. Ces végétations du syncytium, que ne sont pas les endroits ou croissent les villosités, sont parfois si nombreuses, qu'ils remplissent les espaces intervilleuses partiellement ou entièrement. Il arrive même que les villosités sont unies entre elles par leur syncytium élargi. Cependant, s'il en est ainsi, la circulation cesse dans les espaces intervilleuses, et, comme je viens de le dire, le syncytium perd ses noyaux, tandis que le protoplasma s'élargit.

Les grands champs unis de proliférations syncytiales sont donc des conglomérats d'antennes qui secondairement ont dégénéré en partie [1]).

Ces proliférations ne sont pas également fortes dans différents ovules; et dans un même ovule, elles ne sont pas également perceptibles dans les divers endroits.

La même observation s'applique aux cellules de Langhans.

Dans la plupart des *jeunes* ovules, elles sont très apparentes. Quand elles s'augmentent, on voit se produire des champs de cellules, de belle forme et bien distinctes, qui partent tantôt d'une

---

[1]) Je n'ai pu constater une autre forme de végétations du syncytium dans le placenta, et ce cours des choses explique la présence des trous connus dans le syncytium.



superficie assez large, tantôt d'un point plus déterminé. La formation de ces presqu'îles situées dans les espaces intervilleuses est loin d'être partout également forte. A côté d'ovules où l'on n'en observe, pour ainsi dire, aucune, il y en d'autres où ces proliférations sont très fortes, parfois tellement qu'à un grossissement de 47 on voit dans chaque champ de vision un ou deux champs pareils, qui ont souvent des dimensions telles qu'ils remplissent la moitié du champ de vision.

Ce qu'on voit parfois aussi distinctement, c'est que la prolifération des cellules de Langhans part de villosités et qu'elle ne représente pas les colonnes de trophoblaste existant antérieurement. Cela est démontré par la présence fréquente de syncytium en dedans des îles, et non seulement autour d'eux et par le fait que ces îles se trouvent autour de villosités revêtues d'une seule couche de cellules de Langhans, et d'une couche d'éléments syncytiaux. Cette couche d'éléments située en cet endroit prouve que l'île s'est formée autour d'une villosité existant, déjà et qu'inversement, la villosité ne naît pas de l'île par l'entrée du stroma.

Quand la prolifération de cellules de Langhans ne part pas d'un point plus ou moins déterminé, ce qui produit des presqu'îles (apparemment des îles sur des coupes transversales) mais qu'elle entame plutôt la surface entière d'une partie de la villosité, le stroma de la villosité est bordé de quelques couches de cellules de Langhans. Nous reviendrons à ce détail, en parlant des changements du chorion lisse. En plusieurs endroits, le syncytium et les cellules de Langhans végètent ensemble, et il est souvent très difficile, sinon impossible de fixer la ligne de démarcation. Parfois aussi, on ne peut pas dire, laquelle des deux espèces de cellules prend part à la végétation.

On le voit: les limites des espèces de cellules ne sont pas épargnées par la végétation. A l'égard de la mère aussi, elles montrent cette particularité. Le syncytium surtout pénètre dans des tissus qui lui sont étrangers, et s'y développe quelquefois fortement. Les tissus maternels disparaissent en ces endroits et des leucocytes sortent en grand nombre des vaisseaux.

La conclusion se fait toute seule:

L'ovule est pour la mère une tumeur maligne, et envoie ses cellules malignes dans les tissus maternels. Lors de l'accouchement et après, elles sont expulsées avec une partie de la paroi utérine et la mère n'en éprouve aucun préjudice Au cas où elles ne sont pas expulsées avec le foetus, parce qu'elles ont pénétré plus profondément dans les tissus de la mère, comme on le voit si bien, entre autres, quand le placenta s'est formé sur un fibrome, ils mourront pour-

tant, lorsque leur force végétative est relativement petite, et les leucocytes seront capables de s'en rendre maîtres. Si, au coutraire. leur vitalité soit grande et leur tendance à croître forte elles peuvent subsister là où elles sont, et même continuer à se développer. Après un accouchement normal, de même qu' après un avortement normal du reste, on voit alors se développer dans la paroi utérine une tumeur maligne, provenant de l'ovule: ce qu'on nomme deciduome maligne. Du reste, en égard au but de cette revue, je ne veux pas pénétrer plus avant dans ce sujet. Je me bornerai à mentionner le fait, qu'après mole hydatiforme, où la tendance à former des végétations du syncytium et des cellules de Langhans est ordinairement plus forte que dans un ovule normal, le développement de tumeurs malignes d'origine foetale se présente beaucoup plus fréquemment.

Ces tumeurs enfin appuient encore mon opinion sur l'origine métoblastique des cellules de Langhans. Ainsi que dans les sarcomes, la présence des leucocytes dans les parties où les cellules de Langhans dominent, est beaucoup plus rare que là où se trouvent les éléments syncytiaux, qui sous ce rapport se conduisent comme des cellules carcinomateuses.

Revenons maintenant aux cellules de Langhans.

Entre les deux extrêmes: le manque presque total de végétations, et les végétations très fortes, dont nous venons de parler, on trouve toutes les transitions possibles. Quand on se met à tracer la ligne qui sépare l'état normal de l'état pathologique, il paraît que cela est impossible.

Les ovules qui, vus à l'oeil nu, ont une apparence normale, font voir par le microscope toutes sortes de transformations, qui caractérisent les moles hydatiformes connus pour leur végétations fortes. Même le stroma aqueux ne fait pas défaut. Microscopiquement, il peut être impossible de voir si, dans une préparation quelconque, on a devant soi un ovule normal ou non (mole). Il y a apparemment une transition lente entre un ovule normal et une mole. Toujours, dans chaque ovule, les cellules de Langhans et le syncytium ont une tendence à s'augmenter, aussi sur un sol étranger (maligne). Quand cette tendance devient trop forte le cours normal des choses est dérangé, et l'ovule est expulsé par une cause, quelconque, qui est la suite de ce développement irrégulier, ou bien, il n'est pas epulsé et continue de se développer. Alors cependant se produit un ovule ayant une force végétative anormale et trop grande, lequel peut devenir en entier ou partiellement une mole. Si, pa contre, la végétation des cellules de Langhans et du syncytium soit trop faible, le procès se départira aussi de son cours ordinaire; cette fois il y aura une trop petite force végétative, qui se manifeste dans les éléments aussi.

Dans un ovule de $3\frac{1}{2}$ centimètres, je ne trouvais aucune cellule de Langhans, et presque aucune végétation de syncytium. Dans cet ovule le stroma du chorios avait très peu de noyaux, les villosités étaient petites, et la paroi utriculaire de l'ovule était également dans de mauvaises conditions, pas d'épithélium de l'amnios, le stroma avec peu de noyaux, une ou deux cellules de Langhans, syncytium avec du protoplasma un peu élargi et des noyaux mal colorés.

Comme en toutes choses, le juste milieu est le meilleur, quoique nous le nommions „maligne". Il faut quelques végétations, afin que l'ovule ouvre bien les vaisseaux de la mère, et pour beaucoup d'autres raisons. Trop peu de végétations aussi bien que des végétations exagérées, empèchent que l'ovule se niche et se développe normalement.

A la fin je fais remarquer que dans un même ovule, la végétation de ces éléments diffère parfois entièrement d'un endroit à un autre [1]).

Le stroma des villosités du chorion offre quelques différences, qui en principe sont les mêmes que celles que nous trouverons dans la paroi utriculaire de l'ovule. Le nombre des noyaux est tantôt grand, tantôt petit. Ordinairement, quand le stroma est pauvre de noyaux, le nombre des villosités est petit, et inversement. De temps en temps, le stroma contient des noyaux fortement gonflés; ce qu'il y a de curieux, c'est qu' ordinairement, dans ces villosités les cellules de Langhans aussi sont gonflées, ce qui fait que la différence est plus difficile à établir et que leur analogie est plus probable. On voit aussi parfois à côté de villosités, contenant un stroma riche en noyaux, d'autres villosités contenant un stroma avec peu de noyaux, et même aqueux au centre, comme dans les moles.

Dans le stroma de *jeunes* ovules, il est très difficile de distinguer les vaisseaux sanguins, et il me semble que là où on les voit distinctement, c. à. d. là où l'on voit l'endothélium de la paroi vasculaire entourant quelques globules de sang, les vaisseaux du foetus sont dilatés et q'il y a quelque engorgement.

Seulement dans les vieux placentas on reconnaît mieux les vaisseaux sanguins des villosités, même des plus petites, et souvent, vers la fin de la grossesse, chaque villosité est même presque entièrement occupée par un grand nombre de vaisseaux sanguins.

Ainsi, dans le cours de la grossesse, le placenta, ou du moins la place qu'il occupera, s'est montré d'abord comme une paroi

---

[1]) Dans un même ovule, et partant des cellules de Langhans, je voyais des colonnettes de cellules brillantes et de forme quadrangulaire, pénétrer dans le stroma. Il n'est pas clair quel procès a donné lieu à leur présence.

lisse de l'ovule. La surface de cette paroi produit des végétations, un grand nombre de bras, qui se rejoignent à leur périphérie, partent de cette surface. Ces bras ouvrent les vaisseaux de la mère, dont le sang pénètre dans les interstices, dans lesquels se gonfle en même temps, de l'autre côté, la paroi utriculaire de l'ovule. Ces gonflements, villosités de chorion, agrandissent leur surface, en se ramifiant toujours et par les entrailles qui s'y produisent. Les coupes des villosités de chorion qui primitivement sont assez grandes et de forme circulaire, affectent ainsi une forme fantastique, puis elles se rapetissent, et reprennent enfin la forme circulaire. Enfin, la coupe du placenta montre une grande masse de petites villosités rondes. Les cellules de Langhans qui ont d'abord végété ont disparu, et du syncytium nous retrouvons une petite couche sur les villosités, qui sépare les vaisseaux du foetus du sang maternel.

On ne sait pas ce que deviennent les bras, les *colonnes de trophoblaste* dans le placenta. Un grand nombre des îlots de cellules que, dans les placentas un peu plus vieux, on prend pour du trophoblaste, doivent être nés plus tard, comme nous venons de le voir. Ce qu'il y a de plus probable, c'est que les colonnes de trophoblaste disparaissent, après avoir accompli leur devoir, c. à. d. après avoir entre autres ouvert les vaisseaux de la mère et attaché l'ovule à elle. Comme de pareilles choses doivent encore se faire plus tard, les végétations nouvellement formées pourront s'en charger. En effet, on voit que les cellules de Langhans des villosités qui sont le plus près de la mère se conduisent autrement que ceux qui sont ailleurs dans le placenta.

La rangée extérieure des colonnes de trophoblaste, la levée de trophoblaste gisant contre les tissus maternels, disparaît assurément bien vite. Ici, j'ai pu observer ce procès, et, par analogie, je présume les mêmes choses dans le placenta même. Le sort de la levée du trophoblaste dans le chorion laeve et le chorion frondosum est essentiellement le même. Considérons d'abord le chorion laeve. Quand on fait des préparations du chorion laeve d'un jeune ovule (à 3 c.M. de diamètre), on trouve le commencement de ces transformations, qu'on peut poursuivre dans les autres ovules, jusque dans les membranes d'un enfant né à terme.

Primitivement, le chorion laeve est formé comme les autres parties de la paroi de l'ovule. A l'origine, il se compose donc d'une paroi utriculaire de l'ovule, de villosités, de colonnes de trophoblaste et d'une levée de trophoblaste. Dans le plus jeune ovule que j'aie examiné, et qui avait $2\frac{1}{2}$ c.M. de diamètre, il était déjà changé, en tant qu'il se composait d'une paroi utriculaire avec une seule couche de cellules de Langhans et une rangée d'éléments syncytiaux,

de villosités, et, du côté de la paroi utérine, d'une couche mal organisée et parfois filamenteuse, nommée le fibrine de Nitabuch.

Tantôt, cette couche est nettement limitée, tantôt, surtout au-dessus de la sérotine, elle forme un filet composé de fils très minces. Il me semble que cette couche est un résidu de la levée de trophoblaste. La plupart de ses cellules ont disparu et ce n'est que bien rarement qu'on en retrouve une.

La partie extérieure de l'ovule contre l'utérus est donc formée par une couche de vieux trophoblaste, qui a fait son office, consistant principalement, à ce que nous sachions, à attacher l'ovule et à ouvrir les vaisseaux sanguins. Chez l'homme, presque tout, sinon tout cela se fait par le syncytium. Le reste de la couche, qui n'a pas de structure, garde alors encore une fonction particulière à remplir: à séparer les espaces intervilleux de la paroi utérine et du dehors, c'est-à-dire du vagin.

Si cette levée ne forme pas partout une cloison suffisante, un peu de sang peut sortir, comme cela se voit si souvent dans les premiers mois de la grossesse Enfin, il est évident qu'à une hypertrophie glandulaire de la muqueuse, si la surface de la muqueuse est inégale, tous les plis ne sont pas toujours suffisamment couverts par cette levée, ce qui cause bien souvent des hémorragies, qui deviennent bien fortes et peuvent se terminer par de fausses couches.

Après cette digression sur la couche de fibrine de Nitabuch, que j'ai cru faire le mieux ici, pour obtenir un cours régulier des idées, nous revenons au chorion laeve. Bientôt, l'écoulement du sang entre les villosités cesse, probablement parce qu'à l'endroit où se développe le placenta, le terrain est d'autant plus grand. La fibrine se dépose alors aussi dans les espaces intervilleuses, tandis que les villosités, dont l'alimentation a évidemment beaucoup souffert, se mettent à dégénérer. Dans les mois suivants de la grossesse, beaucoup de villosités ont entièrement disparu, et des autres on ne voit guère que des endroits morts; où se trouvent quelques restes de noyaux. Pendant que les villosités dégénèrent, c. à. d. dès que l'écoulement du sang cesse, la couche de syncytium et la rangée des cellules de Langhans de la paroi utriculaire de l'ovule subissent aussi des changements.

Le syncytium se perd: d'abord on voit se produire des inégalités claviformes (pas d'antennes) avec de petits noyaux atrophiés, et bientôt il disparaît entièrement. La rangée de cellules de Langhans au contraire, se développe et forme plusieurs couches. De belles karyokynèses se montrent souvent. Les cellules se développent alors autour des résidus des villosités, jusque contre la couche de fibrine de Nitabuch. On peut le constater déjà au deuxième

mois. Vers la fin de la grossesse, le chorion laeve, les membranes, se compose donc d'amnios, de stroma de chorion, d'une rangée de plusieurs couches de cellules, des résidus de villosités, et de la couche de fibrine de Nitabuch (voir les figures).

On voit donc que le syncytium ne prend aucune part dans cette traînée de plusieurs couches, et qu'elle n'est plus l'ancienne levée de trophoblaste dont parle M. Van Heukelom, et qui a disparu depuis longtemps. Il va sans dire qu'on se demande en même temps, si les grandes cellules qu'on aperçoit au-dessus de la sérotine sont vraiment, comme on le croit généralement, des résidus de la levée de trophoblaste, ou bien qu'ils soient, eux aussi, des végétations *récentes* des cellules de Langhans des villosités de chorion.

Quand on examine danc ce but, comme nous le faisions pour le chorion laeve, dans des ovules de différents âges l'union avec la mère dans la sérotine ou trouve ce qui suit:

Dans un ovule, expulsé avec la muqueuse utérine dans le second mois, les cellules de la levée de trophoblaste manquent; une petite couche de fibrine seule montre la place où elles ont été. Dans un placenta de quatre mois, qui était resté en relation avec l'utérus, je n'en ai retrouvé que quelques petits tas de cellules. Dans deux placentas de huit mois, également en relation avec l'utérus, j'en ai vu un peu plus: ici, il paraît faible, mais présent et visible; et dans les placentas de 9 mois (obtenus par sectiones caesareae) une couche de grandes cellules ne manque jamais sur la fibrine. Du reste, on constate dans tous les placentas (à l'exception de ceux qui naissent à terme, où le phénomène manque ordinairement), que des villosités de chorion, qui touchent à la fibrine ou à la couche de cellules qui la couvre, le syncytium disparaît et que la rangée de cellules de Langhans augmente le nombre de ces couches.

Considéré de cette manière, on est porté à admettre dans le placenta le même procès que dans le chorion laeve: la disparition de l'ancienne levée de trophoblaste, en entier ou pour la plus grande partie et une continuelle apposition de cellules nouvelles contre les restes de la couche de fibrine.

L'examen de ces choses est rendu un peu difficile par la circonstance qu'on ne peut se servir que de placentas, qui sont restés en communication avec l'utérus. En considérant un placenta né où l'on ne peut trop comparer nos cellules avec des cellules de la sérotine (et où peut-être un gonflement des cellules après la mort est en jeu) on reçoit toujours l'impression de voir distinctement la couche de ces cellules, tandis qu'on les retrouve beaucoup plus difficilement dans un placenta in utero.

Dans ce qui précède, on voit que pendant la grossesse, l'organe dans lequel l'embryon est nourri, subit une métamorphose continuelle, qui, disons-le une fois encore, s'effectue dès le premier moment, suivant les mêmes principes Cependant la partie qui change le moins est la paroi utriculaire elle-même. Je me permets de dire encore là-dessus quelques mots.

Comme l'on sait, elle contient de l'épithélium de l'amnios, du stroma avec des vaisseaux, des cellules de Langhans et du syncytium.

L'épithélium de l'amnios s'y trouve tantôt en belle forme, tantôt il manque, une fois il est de forme cylindrique et élevée, une autre fois il est plat, sans qu'on puisse en tirer une conclusion, se rapportant spécialement au stroma. Le stroma de l'amnios montre toujours plus ou moins distinctement une seule couche de cellules.

Le stroma du chorion contient dans un ovule beaucoup plus de cellules que dans l'autre, et ne se soucie pas toujours de l'état de l'épithélium. Dans quelques ovules se présente le phénomène remarquable, que le stroma de la paroi utriculaire contient très peu de noyaux, tandis que celui des villosités en contient beaucoup. C'est un fait qui, en vue de l'origine du stroma des villosités, n'est certainement pas dénué d'intérêt, et qui ajoute une nouvelle force à l'opinion qu'une partie naît sur place des cellules de Langhans.

Dans un seul ovule, on voit dans la paroi utriculaire (presque jamais dans les villosités) une masse de leucocytes, qui, à en juger d'après la manière de leur extension, sont originaires de la muqueuse, et ont été répandus de là sur la paroi utriculaire. Un autre ovule présente un grand nombre de points noirs dans le stroma et contre le bord de la paroi utriculaire sous le syncytium. Ces points noirs, aussi bien que les leucocytes rappellent les changements, que j'ai décrit il y a quelques années [1]) comme étant caractéristiques pour l'hydrorrhée.

J'interprétai alors les points noirs comme des leucocytes qui, par suite de circonstances malheureuses, dépérissent, et je le fais encore.

Ce stroma est suivi de la couche de cellules de Langhans et du syncytium. Ordinairement les deux couches se trouvent dans de *jeunes* ovules et se reconnaissent facilement.

J'ai remarqué plus d'une fois que les cellules de Langhans ressemblent beaucoup à des cellules de stroma, et une seule fois qu'il y avait une forte analogie entre le syncytium et l'épithélium de l'amnios, également présent. Peut-être cela ne prouve pas la

---

[1]) Ned. Tijdschrift voor Verloskunde en Gynaekologie 1899; et Monatschrift für Geburtsh. unl Gyn. 1899.

justesse de l'opinion que le stroma .est né en partie de cellules de Langhans, et que le syncytium et l'épithélium de l'amnios sont originairement équivalents; tout de même, maintenant que j'ai une fois prononcé cette opinion, j'ai été frappé de cette analogie.

Du reste, dans des ovules de dimensions égales, les cellules de Langhans ne sont pas également nombreuses: tantôt, bien colorées, elles se trouvent au-dessus du placenta [1]), le long de toute la paroi utriculaire, tantôt elles manquent entièrement ou en partie. La présence du syncytium ne s'y rapporte pas: il se trouve partout, quoiqu'il ait parfois subi des changements. Quand on trouve dans un ovule, dans la paroi utriculaire, une couche étroite, normalement développée de syncytium riche en noyaux, cette couche est plus large dans un autre ovule ou dans une autre partie du même ovule, par suite d'un élargissement du protoplasma; les noyaux, cependant, sont plus plats et plus petits, et répandus plus irrégulièrement; ordinairement aussi ils sont mal colorés.

A une plus forte dégénération du syncytium, les noyaux ont entièrement disparu, et déjà dans de très jeunes ovules, on trouve des bandes entières de la paroi utriculaire séparées des espaces intervilleuses par rien d'autre qu'une large bande égale de couleur rouge clair. Ce n'est qu'aux endroits où des villosités de la paroi utriculaire se gonflent, que le syncytium est normal; et le syncytium aussi de ces villosités est normal.

Voilà donc l'opinion que je me suis faite après une étude assez approfondie d'un grand nombre de préparations de beaucoup d'ovules humains. Pour ne pas compliquer la chose inutilement, je n'ai indiqué l'opinion d'autres auteurs que là où je ne pouvais m'en passer. Dans mes publications d' il y a deux années passées sur la mole hydatiforme et le déciduom malin qui ont paru dans la Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde et dans l'Archiv für Gynaekologie, on trouve une liste des ouvrages qui traitent de ce sujet, et en même temps un court examen des points controversés.

---

[1]) Cette fois, je ne considère pas les cellules de Langhans et le syncytium au-dessus de la caduque vera-reflexa.



UNTERSUCHUNGEN ZUR VERGLEICHENDEN SEGMENTAL-ANATOMIE,

VON

J. LUBSEN Nzn.,
Assistent am anatomischen Institut der Universität von Amsterdam.

Mit 28 Textfiguren.

—

I.

Zur Sklerozonentheorie.

Einleitung.

Auf Anregung meines verehrten Lehrers, Prof. Louis Bolk, habe ich Untersuchungen angestellt, welche die segmental-anatomischen Verhältnisse von Skelett und Weichtheile des Oberschenkels bei verschiedenen Repräsentanten der Vertebraten zum Gegenstand haben. In diesem ersten Theile werde ich mich ausschliesslich mit einem segmentalen Phänomen beschäftigen, welches von Bolk aufgedeckt worden ist, und das von ihm im Jahre 1894 in einem kurzen Aufsatz: Beziehungen zwischen Skelett, Musculatur und Nerven der Extremitäten (s. Litteraturverzeichniss 2), zum ersten Male mitgetheilt wurde. Es handelte sich darin um das wichtige Princip, nach dem am ausgewachsenen Beckengürtel des Menschen sich noch sehr primitive Verhältnisse erkennen lassen, in so weit als die Derivate der Myotome, wie sie aus der spinalen Innervation der Muskeln bestimmt werden können, in ganz regelmässiger Anordnung am Skelett zur Insertion kommen. Die Haftzonen der Sonderungsproducte der Myotome zeigen noch die gleiche Reihenfolge, in welcher letztere einst ontogenetisch in cranio-caudaler Richtung nacheinander gelagert gewesen sein müssen. Bolk schloss aus dieser Thatsache erstens, dass die Beziehungen zwischen Skelett und Musculatur sehr alte sind und in einer Zeit zu Stande kamen, da das Muskelsystem noch aus den undifferenzirten, regelmässig gelagerten Myomeren sich aufbaute. Denn eben der indifferente Charakter, der sich in den Anheftungen des Muskelsystems ausspricht, weist darauf hin, dass Letzteres sich vor seiner Differenzirung mit dem Skelett verbindet. Zweitens ging aus dem am Beckengürtel herrschenden Verhalten hervor, dass die einst erhaltenen Bezieh-

ungen während der weiteren Entwicklung nicht verloren gehen. Hingegen konnte der metamere Charakter in den Haftstellen der Muskeln nur dadurch sich auch am erwachsenen Skelett aufthun, dass dieselben keine Verschiebung gegenüber dem Skelett erlitten. Drittens wurde damals von Bolk die Annahme aufgestellt, dass die Skelettstrecke, an der sich die Derivate eines bestimmten Myotoms angeheftet zeigten, ihre Entstehung in eben demselben Segmente genommen hatte, und immer im Niveau dieses Myotoms gelagert gewesen war. So wie das Muskelsystem aus den Myotomen der Segmente sich aufbaute, ging das Skelett aus ihren Sklerotomen hervor. Die aufgedeckten, metamer angeordneten Zonen am Beckengürtel waren eben nur der Ausdruck des engen Verbandes, welcher zwischen Myotom und Sklerotom eines jeden Segments vorlag. Und l. c. pag. 252 hiess es: „Die Anheftungsflächen von Myomeren am Sklerotom desselben Segments sollen fernerhin als Sklerozonen bezeichnet werden."

Dass mit dieser „Sklerozonenlehre" ausser einem tieferen Einblick in die Beziehungen zwischen Muskelsystem und Skelett, auch ein wichtiges Hilfsmittel zur Kenntniss der Entwicklungsvorgänge des Letzteren gegeben war, wurde von Bolk in jener Abhandlung weiter gezeigt. Denn indem man die primitive, parallele, senkrecht zur Körperaxe stehende Lage der Myotome voraussetzen konnte, liess sich die Gestalt des embryonalen Beckengürtels bestimmen, sobald der Antheil, den jedes Myotom an der Muskulatur des Gürtels lieferte, bekannt war. Die Vergleichung jener Ausgangsform mit dem definitiven Verlauf der Sklerozonen liess erkennen, welche Umlagerungen und Wachsthumsprocesse hauptsächlich die Ausbildung des Skelettheiles beeinflüssen.

In einer Reihe von späteren Arbeiten wurden nun diese Gedanken weiter ausgeführt, und besonders an der oberen Extremität des Menschen geprüft. Es liess sich auch hier eine regelmässige Sklerozonie nachweisen. Damit gewann die Annahme, dass die Musculatur ihre Anheftung sehr frühzeitig erlangte, einen festeren Boden. Doch brachte die weitere Forschung eine Aenderung der früheren Ansichten. Es wurde zunächst scharf hervorgehoben, dass die metamere Anordnung der Muskelhaftstellen keine Segmentirung des Skeletts voraussetzte (3). Dem Sklerozon wurde nur ein Flächenbegriff beigelegt, nicht ein morphotischer Begriff. Es war damit nicht die Möglichkeit aufgehoben, aus den sklerozonischen Daten Rückschlüsse auf die erste Skelettanlage zu ziehen. Doch äussert Bolk sich in dieser Hinsicht mit grösster Vorsicht und sagt von seiner reconstruirten embryonalen Form der menschlichen Scapula: „(sie) stellt die Form jener Mesenchymmasse vor, mit welcher das

noch metamer angeordnete Muskelsystem, das zur Schultermusculatur werden wird, in Beziehung tritt. Aus dieser derart gestalteten Masse differenzirt sich der knorpelige, später knöcherne Gürtel mit Beibehalt der einst gewonnenen metameren Insertionsbeziehungen der Musculatur" (5, p. 646). — Sodann wurde das Princip der genetischen Correlation zwischen Skelett und Musculatur auf Gürtel und proximale Abschnitte der Gliedmaassen eingeschränkt, indem sich herausstellte, dass an der Hand in der That keine regelmässige Sklerozonie vorlag (5).

Waren damit zum Theil die früheren Ansichten modificirt oder zurückgenommen, so blieben sie andererseits auf dem festen Boden der Thatsachen erhalten. Es war nunmehr für die proximalen Theile der menschlichen Gliedmaassen eine Beziehung zwischen Skelett und Musculatur nachgewiesen, die nur erklärt werden konnte, indem man erstens annahm, die Musculatur heftet sich nicht als Muskelindividuen, sondern als Myotome am Stützgerüste, und zweitens, die dadurch erhaltenen Beziehungen werden nicht durch Verschiebungen der Muskeln über das Skelett zerstört.

Meine Untersuchungen werden weiter darthun, dass diese Bolkschen Sätze nicht nur für den Menschen, sondern auch für mehrere Formen aus den verschiedensten Wirbelthiergruppen von Kraft sind. Deshalb muss ich an dieser Stelle den Ansichten jener Forscher entgegentreten, die den erwachsenen Gliedmaassen einen metameren Bau schon von vornherein absprechen wollen. Allerdings ist die erste Anlage der Extremitätenmuskeln als metamer anerkannt, sei es, dass deutlich abgegrenzte Muskelknospen sich von den Myotomen ablösen und in das Mesenchym des Extremitätenstümmels hineinwachsen (Selachier), oder dass nur ein Ausfluss von Zellen aus der ventralen Kante einiger Myotome erfolgt. Nachdem aber diese erste Anlage in metamerer Aufeinanderfolge stattgefunden hat, soll bei den Selachiern durch die Bildung von Anastomosen zwischen den Knospen, bei den übrigen Formen durch inniges Aneinanderschliessen der Muskelbildungszellen jede Metamerie verschwinden. So äussert sich Mollier folgendermaassen: „(Bei der Reptilienextremität) haben sowohl die aus dem Plexus tretenden Nerven, wie auch die aus den beiden Muskelzellschichten sich sondernde Streck- und Beugemusculatur ihren segmentalen Charakter völlig verloren. Aber durch die bei den Selachiern aufgefundenen Anastomosen benachbarter Muskelknospen konnte ich den Beginn dieses Verschmelzungsprocesses auch hier schon nachweisen" (26, p. 510).

Wurde so einerseits aus embryologischen Gründen gegen Erhaltung von metamerer Anordnung in den erwachsenen Gliedmaassen der Vertebraten Einwand erhoben, von Braus wurde der metamere

Bau geleugnet auf Grund vergleichend-anatomischer Thatsachen. Er hat den Nachweis geliefert, dass die Mm. radiales der Selachierflossen nicht genau mit den Radien übereinstimmen, und dass sie weiter nicht haploneur, sondern polyneur sind (7). Der ursprüngliche einheitliche Charakter dieser Gebilde macht durch die schon von Mollier beobachtete Anastomosenbildung einer Mischung Platz, die in einer ausgiebigen peripheren Anastomosirung der Nerven ihren Ausdruck findet (vergl. No 8 der Litteraturangabe). Diese Verschiebungen des metameren Materials an der Selachierflosse können aber Braus in keiner Weise dazu berechtigen, ganz allgemein den Extremitätenmuskeln einen metameren Bau und Anordnung abzusprechen, wie er das neuerdings thut (9, p. 267). Beispielsweise trifft das von ihm bei Selachiern Gefundene in dem Maasse nicht für das Crossopterygium zu, wo Klaatsch (22) von den vier Nervi pterygiales nur die beiden ersten eine proximale Ansa bilden sah; distalwärts in der Flosse beschreibt er eine Anastomose dieser mit dem N. pterygialis III, konnte aber keine peripheren Verbindungen des N. pterygialis IV mit den anderen Nerven auffinden. Da eben diese distalen Anastomosen und Plexus ihre Entstehung den Verschiebungen des primitiv metameren Materials verdanken, ist das Fehlen jener ein Beweis, dass diese nicht oder doch kaum stattgefunden haben. Braus selbst erwähnt (7) das Nichtvorhandensein peripherer „Längsstämme" in der Brustflosse von Repräsentanten niedriger Squalidenfamilien. Jene von ihm als allgemein gültig vorausgesetzten Verhältnisse erweisen sich damit schon nicht bei allen Selachiern anwesend. Bolk hat, was dem Menschen betrifft, darauf hingewiesen, wie derartige Zustände, als an manchen Selachierflossen nachweisbar sind, auch in der menschlichen Extremität nicht gänzlich vermisst werden (Segmentaldifferenzirung etc. III, p. 706), indem er auf die Verhältnisse der Musculatur an der Hand aufmerksam machte. Er betont aber, dass darin ein grosser Unterschied zwischen den distalen und proximalen Abschnitten der Gliedmaassen vorliegt. An jener Stelle versucht er denselben dadurch zu erklären, dass er in das Stelepodium und Zeugopodium Neubildungen des Chiridiums dem Ichthyopterygium gegenüber erblickt, deren Bewegungen eine viel genauere Correlation zwischen Musculatur und Skelett nothwendig machen, als dies am Radientheil der Flosse und dem ihm homologen Abschnitt der fünfzehigen Extremität der Fall sei.

Aus alledem geht hervor, dass die von Braus bei Selachiern beschriebenen Verhältnisse keineswegs als Typus für die Extremitäten-musculatur überhaupt gelten können. Aus nichts geht hervor, dass der Verlust der Metamerie an Selachierflossen nothwendig mit

einem solchen in allen anderen Gliedmaassen verbunden sei. Hingegen scheinen schon manche Fische den metameren Bau der Flossenmusculatur thatsächlich zu erhalten, während Bolk durch den von ihm nachgewiesenen Gegensatz zwischen Hand einerseits, Unterarm und Oberarm des Menschen andererseits, den metameren Charakter der letzteren um so klarer hervortreten lässt, sowie der Verlust jener Metamerie nun als beschränkte Erscheinung sich darbietet.

Wenn nun Braus sich besonders gegen die Sklerozonentheorie wendet und behauptet (8, p. 616), „dieselbe könne nur den Werth eines topographischen Illustrationsmittels der fertigen Zustände beanspruchen", so ist es eben die Frage nach der Entstehung dieser topographischen Beziehungen, die Bolk versucht hat zu lösen. Wenn er darauf folgen lässt: „Denn dass Gliedmaassenmuskeln in einer bestimmten serialen Reihenfolge am Skelet angeheftet sind, ergiebt sich aus dem allgemeinen segmentalen Bau der Rumpfmusculatur", so scheint einerseits der hier angedeutete Verband nicht ohne Weiteres klar, es sei denn, die Gliedmaassenmuskeln boten gerade so wie die Rumpfmuskeln einen segmentalen Bau dar; das wird aber eben geleugnet. Andererseits muss doch durch die Anerkennung der serialen Reihenfolge die Behauptung: „dass die Zeichen metamerer Abkunft beim Eintritt der Musculatur in die Extremitätenleisten alsbald verloren gehen" (9, p. 267), eine gewisse Einschränkung erleiden.

Erscheinen mir demnach die vergleichend-anatomischen Einwände gegen die Existenz einer metameren Anordnung innerhalb der Gliedmaassen als hinfällig, gleiches muss ich von den embryologischen bemerken. Die Anastomosenbildung der Selachier muss ich als Speciesmerkmal betrachten, das höchstens nur in bestimmten Theilen der Extremität höherer Thiere fortexistirt. Was die Vorgänge in der Ontogenie der höheren Thiere betrifft, so kann die ontogenetische Forschung doch nicht im Stande sein, eine wirkliche Mischung der metameren Zellmassen nachzuweisen. Es bleibt in der That nichts anderes als die Forschung des erwachsenen Zustandes übrig, und hier lehrt die genauere Prüfung der scheinbar nicht metameren Gliedmaassenmuskeln des Menschen, dass dieselben thatsächlich eine segmentale Anordnung aufweisen.

Obwohl von anderer Seite die Wichtigkeit der von Bolk aufgestellten Principien anerkannt wurde, hat man dieselben noch nicht auf niedere Species angewendet. Es blieben die Consequenzen auf der menschlichen Anatomie beschränkt. Vorliegende Arbeit ist ein erster Versuch, die Sklerozonie auch bei niederen Formen zu bestimmen. Als Untersuchungsmaterial dienten die urodele Amphibie: Cryptobranchus japonicus, der Saurier Cyclura Harlanii, und

von den Säugern Ornithorhynchus paradoxus, Echidna hystrix, Petrogale penicillata, Cuscus orientalis, Phascolomys Wombat, Myrmecophaga didactyla, Bradypus tridactylus und Lepus cuniculus. Da ich mich vorwiegend mit den Oberschenkelmuskeln dieser Formen beschäftigte, zerfallen die Beziehungen derselben gegenüber dem Skelett in solche gegenüber dem Beckengürtel und solche gegenüber dem Femur. Demnach wird im Folgenden A. von der Sklerozonie des Beckengürtels und B. von derjenigen des Oberschenkelknochens die Rede sein. Die vorliegende Arbeit enthält nur die Darstellung der ersteren, während die Sklerozonie des Femur bald nachher veröffentlicht wird.

Es bleibt jetzt noch übrig, an dieser Stelle Einzelnes zu der verwendeten Nomenclatur zu bemerken. Die Namen der einzelnen Muskeln rühren zum Theil von früheren Forschern, anderentheils von mir selbst her. Ich habe sie hier nicht motivirt, und werde das erst im zweiten Theil dieser vergleichenden segmental-anatomischen Untersuchungen thun, wo die besondere Betrachtung der Musculatur Gegenstand der Untersuchung sein wird. — Ausser einer Bezeichnung der einzelnen Muskeln waren aber hin und wieder mehr allgemeine Namen erwünscht, wozu ich eine zum ersten Male von Bolk benutzte Nomenclatur verwendete. Zum Theil auf von Häckel erfundene Namen sich stützend, benannte er (Segmentaldifferenzirung etc. II, p. 93) die Muskeln nach Ursprung und Insertion als *trunco-stelepodiale*, falls sie vom Rumpfe nach dem ersten Gliede der freien Gliedmaassen (Stelepodium) ziehen; als *zono-stelepodiale*, wenn sie Ursprung vom Gürtel nehmen und am Stelepodium inseriren; als *trunco-zeugopodiale*, falls sie vom Rumpfe an das zweite Glied der freien Gliedmaassen (Zeugopodium) gehen; als *zono-zeugopodiale*, wenn sie vom Gürtel, als *stelezeugopodiale*, wenn sie vom Stelepodium an das Zeugopodium gehen. — Schliesslich liefert einen weiteren Anhaltspunkt für die Bezeichnung und Eintheilung der Muskeln ihre Lage am Oberschenkel. Man hat bisher in dieser Hinsicht die Gliedmaassenmusculatur in ventrale und dorsale Muskeln getrennt, und sich in dieser Gruppirung von der Innervation leiten lassen. Doch war von Bolk auf Fälle hingewiesen worden, wo eine genaue Trennung zwischen ventralen und dorsalen Muskeln nicht stattfinden konnte. Er lenkte nämlich die Aufmerksamkeit auf den Doppelcharakter des M. brachialis internus und deltoides am Oberarme des Menschen (Segme taldifferenzirung etc. II, p. 95). Jene Muskeln entstammen theilweise dem sogenannten cranialen Randmyotom, und können sowohl aus dorsalen, als aus ventralen Nerven Zweige empfangen. In ähnlicher Weise lässt nun die vergleichend-myologische Forschung

für den Oberschenkel erkennen, wie constant eine Muskelgruppe vorkommt, die entschieden ventral, nebst einer solchen, die entschieden dorsal innervirt wird, während aber ausserdem zwei Gruppen von deutlich homologen Muskeln nachweisbar sind, die keine entschieden ventrale oder dorsale Innervation aufweisen. Von diesen letzteren lagert die eine am ursprünglich cranialen Rande, die andere am ursprünglich caudalen Rande des Oberschenkels. Demnach unterscheide ich am Oberschenkel vier Muskelgruppen: eine ventrale, eine dorsale, eine craniale und eine caudale. Das in Details zu begründen, ist hier nicht am Platze und soll erst im zweiten Theil dieser Untersuchungen geschehen.

Die Sklerozonie des Beckengürtels.

Darstellung der Sklerozonen an der Aussenfläche des Beckens.

I. Beckengürtel von Cryptobranchus japonicus.

Obwohl Cryptobranchus in dieser Hinsicht schon mehrmals beschrieben worden ist (vergl. Hoffmann 19 und Wiedersheim 32), schicke ich doch eine kurze Betrachtung der äusseren Gestalt des Gürtels voraus, zum besseren Verständniss der nachher zu erörternden Muskelanheftungen. Derselbe zerfällt in zwei Abschnitte, einen dorsalen und einen ventralen. Diese sind an dem jungen, mir zur Verfügung stehenden Thiere durch einen Streifen weicheren Knorpels im Boden der Hüftgelenkpfanne von einander getrennt (Fig. 1). Das ventrale Pubo-Ischium stellt eine längliche Platte dar, horizontal in der ventralen Bauchwand eingebettet. In der Mittellinie ist es mit dem anderseitigen zur langen Symphyse verbunden. Während sein cranialer Rand breit und stumpf ist, verjüngt es sich caudalwärts in eine Spitze (Fig. 3). An der lateralen Ecke zeigt der craniale Rand einen schwachen Vorsprung, den Proc.

Fig. 1. [1]

Crytobranchus japonicus. Seitenansicht des linken Beckengürtels. Die Ausbreitung der Muskelhaftstellen ist durch Punktirung angegeben, die metamere Herkunft der Muskeln hinzugefügt. Auf dem Ilium stellt eine Linie die Anheftung des Myokomma dar.

[1]) In dieser und in allen nachfolgenden Abbildungen habe ich die cranio-caudale Axe des Beckens vertical gestellt zur bequemen Vergleichung der verschiedenen Species.

praepubicus (Wiedersheim). Nahe der Mittellinie trägt er mit dem anderseitigen das unpaare, knorpelige Epipubis, das nach vorn in die Bauchmuskeln hineinragt. Ich habe es in den beigefügten Abbildungen fortgelassen. — Die Scham-Sitzbeinplatte bleibt grösstentheils knorpelig; nur in ihrem caudalen Abschnitt tritt eine Verknöcherung ein, die ich auch an meinem Exemplar vorfand, die jedoch hin und wieder vermisst wird (Hoffmann). Nach vorn an diesem knöchernen Theile, noch ringsum von Knorpel umgeben, besteht eine Durchbohrung der Platte, das enge Foramen obturatorium, das dem gleichnamigen Nerven zum Durchlass dient. — Die ventrale, nach aussen und unten gekehrte Seite der Platte ist glatt, mit Ausnahme einer schwachen Vorragung, die in der Mittellinie mit der anderseitigen eine unpaare Leiste bildet, welche sich in cranio-caudaler Richtung über die Symphyse erstreckt. Die dorsale, nach oben und innen schauende Fläche wird hingegen durch eine quere, breite Erhebung in einen vorderen cranialen und hinteren caudalen Theil getrennt. Indem dieselben gegen den Vorsprung etwas vertieft sind, können wir sie als Fossa anterior und Fossa posterior bezeichnen. Die erwähnte Leiste (vergl. Fig. 25) geht lateralwärts auf das Ilium über. Es verdickt sich hier das ganze Scham-Sitzbein stark, eben an der Stelle, wo an der Aussenseite das tiefe Acetabulum gebildet wird. Indem nun caudal von der Pfanne der so verbreiterte laterale Rand sich scharf gegen die ventrale und die dorsale Fläche absetzt entsteht ein nach lateral schauender, dreieckiger Bezirk, wo der tiefe, ventrale, zono-stelepodiale Muskel entspringt (Fig. 1). — Der dorsale Abschnitt des Beckengürtels, das Ilium, ist im Gegensatz zu dem ventralen nur schwach ausgebildet. Es ist eine schmale, vom Acetabulum dorsal- und caudalwärts ziehende Spange, die sich fast gänzlich verknöchert zeigt. Nach aussen hat es eine schwach convexe Biegung. Dorsal stosst das Darmbein an eine Sacralrippe, die wiederum mit dem Processus transversus des Sacralwirbels articulirt.

Die beiderseitigen Beckengürtel bilden so mit den Sacralrippen und dem Sacralwirbel ein ziemlich weites Becken, das den caudalen Abschnitt der Leibeshöhle umschliesst. Mit Hinblick auf die gegenseitige Lagerung der Theile dieses Beckens bemerke ich nur noch Folgendes. Das Scham-Sitzbein erstreckt sich über eine Länge von etwa drei Wirbeln, indem sein cranialer Rand in gleichem transversalen Niveau mit dem Vorderrande des ersten Präsacralwirbels, seine caudale Spitze mit dem Hinterrande des ersten Caudalwirbels gelagert ist. Demnach findet sich auch das dorsale Iliumende, welches noch etwas über die caudale Ischiumspitze hinausragt, hinter dem Sacralwirbel und es erlangt die Sacralrippe einen von

vorn und dorsal nach hinten und ventral ziehenden Verlauf. Sie bildet mit dem Darmbeine einen nach vorn offenen Winkel (Fig. 1).

Nach dieser Beschreibung des Beckengürtels werde ich die Beziehungen desselben zur Musculatur darlegen. Ich bitte die Figg. 1 und 3 zu vergleichen. Für unseren Zweck kommen drei Muskelsysteme in Betracht: erstens die Bauchmuskeln, zweitens die Oberschenkelmusculatur und schliesslich die Schwanzmuskeln. Beziehungen zu der Cloakal- oder Perinealmuskeln, wie sie unter den höheren Vertebraten öfters vorkommen, sind hier nicht zu verzeichnen, indem diese Musculatur völlig fehlt.

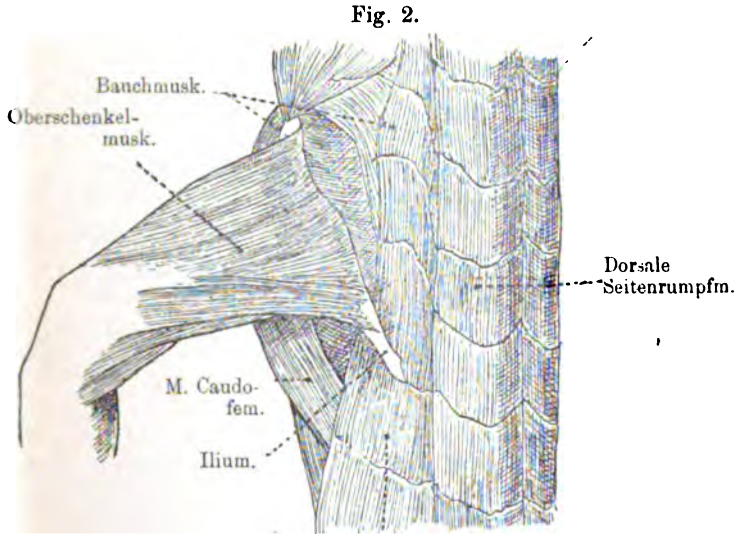
Was nun die Bauchmuskeln angeht, so gelangen diese an zwei Stellen zur Anheftung und zwar am cranialen Rande des Pubo-Ischium, von der Mittellinie bis zum Processus praepubicus, und am dorsalen Ende des Ilium (Fig. 1 und 3, B.m.). Namentlich die letztere Haftstelle ist wichtig, wegen des Verhältnisses zu den Schwanzmuskeln. Ich werde aber bei diesen das Nähere hierüber besprechen.

Die Oberschenkelmuskeln nehmen den weitaus grössten Theil des Beckengürtels ein. Da diese Muskeln bei den höheren Formen in mehrere gesonderte zerfallen, sind ihnen schwerlich passende Namen aus der Anatomie jener beizulegen. Ich benütze hier die in der Einleitung entworfene Nomenclatur und trenne demnach die Muskeln des Oberschenkels in zono-zeugopodiale und zono-stelepodiale; unterscheide weiter ventrale und dorsale Muskeln, Muskeln des cranialen und Muskeln des caudalen Randes. — Die eigentlich ventralen Oberschenkelmuskeln bestehen zu dreien, und nehmen von der Aussenseite des Pubo-Ischium ihren Ursprung. Es sind eine zono-zeugopodiale, eine oberflächliche zono-stelepodiale (vergl. Fig. 3) und eine tiefe zono-stelepodiale Muskelmasse. Von letzterer erwähnte ich schon den Ursprung vom dreieckigen Felde am lateralen Rande der Scham-Sitzbeinplatte (Fig 1). — Die dorsalen Muskeln nehmen das Ilium ein, namentlich dessen ventralen Abschnitt. Unmittelbar dorsal vom Acetabulum treffen wir die Haftstelle des dorsalen zono-stelepodialen Muskels, die sich aber sowohl um den vorderen als um den hinteren Rand des Knochens an der Innenseite des Gürtels ausbreitet. Um letzteren herum dehnt er sich sogar auf das Pubo-Ischium aus und entspringt im proximalen Theil der Fossa posterior. Die oberflächlichen dorsalen Muskeln zeigen einen beschränkteren Ursprung, wie namentlich Fig. 1 illustrirt. Es sind dies der Ilio-tibialis und Ilio-fibularis. — Nebst den eigentlich ventralen und dorsalen, kommen die zwischen diesen beiden am cranialen Rande des Oberschenkels gelagerten Muskeln hinzu. Diese entspringen vorwiegend an der Innenfläche des Scham-Sitzbeins, in der Fossa anterior. Sie zerfallen wieder in einen zono-zeugopodialen

und einen zono-stelepodialen Muskel. Zu ersterem angehörig betrachte ich noch ein schwaches Bündelchen, das am Ilium cranial vom Ilio-tibialis entspringt (Fig. 1 acc. Musk). Dasselbe fand ich nur an der linken Seite des Thieres. Muskeln der caudalen Randgruppe gelangen nicht am Beckengürtel zur Anheftung.

Was nun schliesslich die Schwanzmuskeln angeht, so kommen diese, wie die Bauchmuskeln, an zwei Stellen des Gürtels zur Anheftung. Der Ischio-caudalis entspringt in der Fossa posterior, von deren lateralem Rande, nach innen vom tiefen ventralen zono-stelepodialen Muskel. Der Ilio-caudalis entspringt am dorsalen Ende des Ilium (Fig. 1). An dieser Stelle hat sich ein primitiver Zustand erhalten, indem Ilio-caudalis und dorsaler Theil der Bauchmuskeln hier unmittelbar aneinander stossen. Es setzt sich somit der dorsale Theil der hypaxonischen Musculatur von der Rumpfregion auf den Schwanz noch ununterbrochen fort. Eine Trennung ist nur in so weit angedeutet, als sich das stabförmige Ilium mit seinem dorsalen Ende in diesen Muskeln einbettet, und zwar eben in der Höhe

Fig. 2.



Cryptobranchus japonicus. Die linke Beckenregion in seitlicher und dorsaler Ansicht, nach Entfernung der Haut. Die nur unvollständig dargestellte Oberschenkelmusculatur erblickt man von der dorsalen Seite.

des Myokomma, das von der Intervertebralscheibe zwischen Sacral- und erstem Präsacralwirbel ausgeht, und sich ventralwärts in die hypaxonische Musculatur, sowie dorsalwärts in die epaxonische ausbreitet. Die genauen Verhältnisse gestalten sich folgendermaassen: Die Haftstelle der Bauchmuskeln umfasst den ganzen cranialen Iliumrand, diejenige des Ilio-caudalis den ganzen caudalen; die

Anheftungsflächen grenzen somit sowohl auf der lateralen als an der medialen Seite des Darmbeins unmittelbar aneinander. Eben von diesen Gre zlinien entspringt jederseits eine sehnige Membran, die den dem Ilium entlang verlaufenden Fasern zur Anheftung dient. Sie zeigt sich an der Innen- und Aussenseite des Darmbeins, und ist nichts Anderes als die unmittelbare Fortsetzung des oben erwähnten Myokomma; an seiner cranialen Fläche heften sich die Fasern der Bauchmuskeln, an seiner caudalen diejenigen des Ilio-caudalis. Somit lagern sich Rumpf- und Schwanzmuskeln mittelst des Myokomma direct aneinander; nur an einer kleinen Strecke drängt sie das Ilium, als hätte es sich in der Zwischensehne entwickelt und deren Function theilweise übernommen, von einander ab. — Das Verhalten ist in Fig. 2 dargestellt. Eine seichte Grube trennt die Rückenmuskeln von der ventralen Seitenrumpfmusculatur. Man erblickt das schmale Ilium und sieht es dorsalwärts, gerade im Niveau des Myokomma, in den dorsalen Theil der hypaxonischen Muskeln eintauchen.

Ich wende mich jetzt zur Construction der Sklerozonen. Es scheint zweckmässig, dieselbe vorläufig nur an der Aussenseite des Gürtels vorzunehmen. Ich werde nachher, wenn wir in allen untersuchten Fällen die Sklerozonie an der lateralen Fläche bestimmt haben, jene an der Innenfläche des Hüftbeins im Zusammenhang darstellen. Von der metameren Herkunft der betreffenden Muskeln bei Cryptobranchus giebt folgende Tabelle eine Uebersicht. Es ist hier mit S der einzige Sacralnerv, mit pS_1 und pS_2 resp. der erste und zweite Präsacralnerv und mit C_1 der erste Caudalnerv gemeint.

Cryptobranchus japonicus. Uebersicht der metameren Herkunft der am Beckengürtel sich heftenden Muskeln.

Bauchmuskeln	am Pubo-Ischium	pS_2,	pS_1		
"	" Ilium		pS_1		
ventrale Obersch. Musk.	zono-zeugopodial		pS_1,	S,	(C_1)?
	oberfl. zono-stelepodial	pS_2,	pS_1,	S	
	tief zono-stelepodial			S	
dorsale Obersch. Musk.	Ilio-tibialis } zono-zeugop.		pS_1,	S	
	Ilio-fibularis } zono-zeugop.			S	
	zono-stelepodial		pS_1,	S	
craniale Randmuskeln	zono-zeugopodial		pS_1		
	access. Bündel		pS_1		
	zono-stelepodial	pS_2,	pS_1		
Ischio-caudalis[1]					C_1
Ilio-caudalis[1]				S	

[1]) Es wurde hier nur berücksichtigt der am meisten kranial gelagerte Spinalnerv, der sich an der Innervation des Muskels betheiligt.

Mit dem, was jetzt folgt, wolle man die Fig. 4 S. 56 vergleichen. Aus der Tabelle geht hervor, dass die am Pubo-Ischium entspringenden Muskeln aus dem zweiten und ersten Präsacralsegmente, dem sacralen und vielleicht auch dem ersten caudalen Segmente stammen, während die am Ilium heftenden aus dem ersten präsacralen und dem sacralen Myotom herrühren. Im Folgenden wird versucht die Ausbreitung der Anheftungsfläche eines jeden dieser Segmente an der Aussenseite des Gürtels zu bestimmen. Selbstverständlich kann in dieser Hinsicht nur von einer approximativen Richtigkeit die Rede sein. Wir wissen, dass in der Ursprungsfläche eines dimeren Muskels die Anheftungsflächen der beiden ihn zusammensetzenden Segmente enthalten sein müssen. Demnach kann man immerhin die Grenze jener Anheftungsflächen (Sklerozonen) als eine die Haftstelle des besagten Muskels durchlaufende Linie construiren. Jedoch nur dann, wenn man die Innervation jedes Muskelbündels, mithin dessen segmentale Herkunft, feststellen könnte, würde die Construction dieser Sklerozonengrenze mit vollständiger Genauigkeit stattfinden können. So weit wird aber kaum je die Zerlegung des Muskelnervs gelingen, und deshalb wird die construirte Linie immer nur annähernde Richtigkeit beanspruchen können [1]). In glücklichen Fällen allerdings kann man Aufschluss über die gröbere Vertheilung des metameren Materials innerhalb eines Muskels dadurch erlangen, dass man die Hauptäste eines Nerven an den Muskel, hinauf bis zum Wurzelursprung, verfolgen kann, oder auch wenn verschiedene Nerven in ihn eindringen. Letzteres ist der Fall mit dem ventralen oberflächlichen zono-stelepodialen Muskel beim Cryptobranchus. Während doch der zweite Präsacralnerv durch das Foramen obturatorium den Muskel erreicht, ziehen die ihm aus pS_1 und S zukommenden Fasern mit dem Ischiadicus hinter dem Beckengürtel und dringen in seinen caudalen Rand. Wir können somit mit Sicherheit behaupten, dass die craniale Portion des Muskels aus dem zweiten Präsacralsegmente, die caudale Portion aus dem ersten präsacralen und dem sacralen Segmente stammt und gehen demnach wohl nicht fehl, wenn wir annehmen, dass in der Ursprungsfläche des oberflächlichen zono-stelepodialen Muskels das zweite präsacrale, das erste präsacrale und das sacrale Sklerozon in cranio-caudaler Richtung sich aneinander reihen.

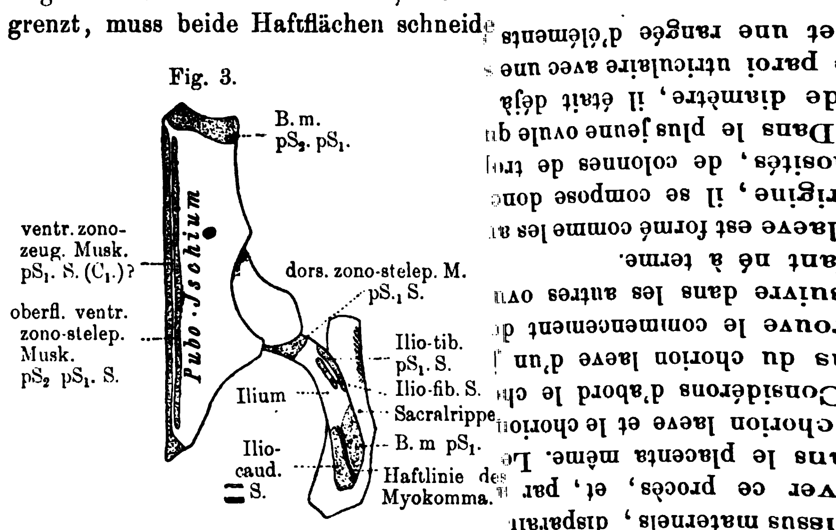
Wenden wir uns nach dieser Vorbemerkung über die Beschaffenheit der Sklerozonengrenze im Allgemeinen, wieder zu unserem

[1]) Das Gesagte gilt von der Construction der Linien im Allgemeinen. Wir werden aber weiter unten sehen, wie bei den höheren Thieren die grössere Differenzirung des Muskelsystems und die grössere Ausbreitung über das Skelett doch eine grössere Genauigkeit der Construction zulassen als bei Cryptobranchus.



eigentlichen Gegenstand. Wir haben
zweite präsacrale, pS_2, das erste prä
und vielleicht noch das erste caudale
fläche des Beckengürtels von Cryptob
wir nun allererst das zweite präsacral
Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass
nur die Pubisportion der Bauchmuskeln
liche zono-stelepodiale Muskel aus den
stammen. (Der zono-stelepodiale Randm
Betracht, da sein Ursprung sich auf
beschränkt). Da beide aber überdies n
menten herrühren, fallen ihre Haftflä
fraglichen Sklerozon. Die Linie, die da
grenzt, muss beide Haftflächen schneide

Fig. 3.



Cryptobranchus japonicus. Ventralansicht des linken Beckengürtels mit Haftstellen der Muskeln und Angabe der metameren Herkunft. Mit dem Ilium verbunden ist die Sacralrippe dargestellt.

oben Gesagtem nicht zweifelhaft, welcher
des ventralen zono-stelepodialen Muskels i
Sklerozon fällt; denn aus angegebenem
cranialen Theil derselben als dazu gehöri
aber keine Mittel, dergleichen für die Ba
Die in Fig. 4 construirte Linie behauptet
tigkeit, wenn sie den lateralen Theil der
zweiten, den medialen Theil dem ersten
theilt.

nea (Fig. 17), letzteres bleibt cranial von der Haftfläche des M. pectineus auf dem Marsupiale.

Von dem Sklerozone L_5 können wir, wie oben bemerkt, die Haftstelle des Sartorius ausschliessen. Deshalb umfasst dieses Sklerozon auf dem Ilium Theile der Anheftungsflächen des Iliacus und des Rectus femoris, sodann auf dem Pubis den Rest der Insertion des Psoas minor, die Haftfläche des Pectineus, den cranialen Theil der Ursprungsflächen des Obturator externus, Adductor und Gracilis.

Die Grenze zwischen dem fünften und sechsten Lumbalsklerozon erhält damit den nachfolgenden Verlauf. Sie theilt die Haftstelle des Iliacus, sodann diejenige des Rectus, überschreitet das Acetabulum, um nachher die Ursprünge des Obturator internus, Adductor und Gracilis zu schneiden.

Die Grenzlinie zwischen dem sechsten und siebenten Lumbalsklerozone geht zwischen den Haftstellen des Iliacus und Glutaeus medius hindurch, schneidet ferner diejenige des Glutaeus minimus und zieht ventral an den Gemelli vorüber. In dem weiteren Verlauf bietet diese Linie Schwierigkeiten. Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, sind das sechste und siebente Metamer an dem Aufbau des Quadratus femoris, Semimembranosus, Semitendinosus und Flexor lateralis betheiligt. Die in Frage stehende Linie hat somit die Haftstellen aller dieser Muskeln zu schneiden. Dass ihre gegenseitige Lagerung am Ischium die Construction einer einfachen, geraden Linie nicht erlaubt, leuchtet bei einer Betrachtung der Fig 16 ein. In welcher Weise haben wir nun diese Grenze zu ziehen, damit sie den muthmaasslichen ursprünglichen Verhältnissen gerecht wird? — Es ist klar, dass wenn diese vier Muskeln alle aus den besagten Segmenten stammen, wir ihre primitive Topographie nur so denken können, dass sie einander von der Oberfläche nach der Tiefe hin bedecken. Nun werde ich im zweiten Abschnitt dieser Arbeit darthun, dass die Reihenfolge, in der sie übereinander lagern, folgende sein muss: Quadratus femoris, Semimembranosus, Flexor lateralis, Semitendinosus, wobei letzterer am meisten oberflächlich liegt. Demnach hat die Grenze der beiden Sklerozonen in derselben Reihenfolge die Haftstellen in dorso-ventraler Richtung zu schneiden (vergl. Fig. 17). Es ergiebt sich damit eine sehr unregelmässige Linie, die sich vielleicht, unter Berücksichtigung der an dieser Stelle entwickelten Eminentia ischii (S. 75), in ziemlich einfacher Weise erklären liesse.

Das meist caudale Sklerozon an der Aussenseite des vorliegenden Beckengürtels ist das achte lumbale. Dasselbe tritt uns auf dem Ilium in dem medialen Theil des Glutaeus-medius-Ursprungs ent-

gegen, und auf dem Ischium in einem Theile des Ursprungs des Flexor lateralis.

Damit haben wir auch bei Phascolomys die Sklerozonen an der Aussenfläche des Beckengürtels construirt. Ueberblicken wir noch einmal das Hauptergebniss für die drei untersuchten Beutler, so leuchtet unmittelbar ein, dass es auch hier die auffällige Regelmässigkeit ist, womit die Muskelhaftstellen sich fast ohne Ausnahme in die Sklerozonen, welche hier, wie bei den Monotremen, schräg ventral- und caudalwärts verlaufen, einreihen lassen. Auf Speciesunterschiede und auf die Vergleichung der Beutler mit anderen Formen komme ich weiter unten zu sprechen.

V. Beckengürtel der Edentaten.

Wir kommen zur Betrachtung der Edentaten. Ich untersuchte Myrmecophaga didactyla (Cyclothurus did.) und Bradypus tridactylus. Ihre Beckengürtel bieten manches Abweichende von den bisher beschriebenen Formen dar. Die wichtigsten Merkmale sind eine excessive Schrägstellung des Pubis gegenüber der Wirbelsäule und die grosse Länge desselben, die sehr kurze Symphyse, die Verbindung des Ischium mit dem Sacrum. Die Beckenhöhle erscheint damit, im Gegensatz zu derjenigen der Marsupialier, weit und niedrig.

Von den einzelnen Theilen erscheint das Ilium in beiden Species sehr abgeplattet. Namentlich bei Bradypus hat es sich zu einer breiten transversalen Schaufel gestaltet, deren lateraler Rand die Margo acetabularis bildet, während der mediale Rand das äusserst reducirte Planum sacrale bildet. Letzteres ist mit den drei ersten Sacralwirbeln verbunden. Indem in die Ileo-Sacralverbindung mehr Wirbel als bei den Marsupialiern eingehen, finden wir auch nur einen kleineren Theil des Ilium nach vorn von der Art. sacro-iliaca frei. Die dorsale Fläche der Schaufel stellt das Planum glutaeale dar, die ventrale Fläche das Pl. iliacum. Während sich erstere zugleich etwas nach aussen wendet, ist nur sie auf einer Seitenansicht (Fig. 20) sichtbar. Das Ilium von Myrmecophaga weicht dadurch von Bradypus ab, dass es mit noch ziemlich breitem Pl. sacrale den vier ersten Sacralwirbeln anliegt. Auch hier bleibt nur ein kleiner Theil des Knochens cranial von dieser Synostose frei. Während nun das Ilium lateralwärts sehr abgeplattet erscheint, erhält das Planum glutaeale eine tief concave, ausgehöhlte Form.

Das Pubis erscheint bei beiden vorliegenden Formen lang, platt und schmal. Es zieht vom Acetabulum schräg caudalwärts. Das Ischium ist ebenfalls ein platter Knochen, der, schwach gebogen, dorsal und caudal das Foramen obturatum begrenzt. Ein Tuber

ischii, wie bei den Marsupialiern, is nicht ausgeprägt, indem dorsaler und caudaler Rand ganz allmählich ineinander übergehen. — Der dorsale Rand ist in der Nähe der Pfanne mit den letzten Sacralwirbeln verbunden. Es stellt sich diese Verbindung bei einem fast ausgewachsenen Bradypusskelet als eine völlige Synostose heraus, indem vom dorsalen Ischiumrande eine kurze, ziemlich breite Knochenplatte medial und etwas cranialwärts zieht und sich den zwei letzten Sacralwirbeln anschliesst (Fig. 20). Damit wird zwischen Sacrum und Hüftbein eine vollständig von Knochen umwandete Oeffnung dargestellt, die von aussen in die kleine Beckenhöhle führt. Auf einem jüngeren Stadium jedoch war die Ischio-Sacralverbindung ligamentös. — Als solches scheint sie bei Myrmecophaga meistens zeitlebens erhalten zu bleiben. Jedoch kann sie auch hier theilweise ossificiren. Die Verknöcherung haben wir somit als eine secundäre Erscheinung zu betrachten.

Ich habe noch auf eine Eigenthümlichkeit die Aufmerksamkeit zu lenken, die ich an zwei von drei untersuchten Myrmecophagaskeletten, wenigstens an einer Seite fand, nämlich eine knöcherne Brücke über den Canalis obturatorius (Fig 18). Die dadurch vom Foramen obturatum abgetrennte Lücke war allerdings zu gross, um gänzlich von dem Nervus obturatorius ausgefüllt zu werden, und somit noch theilweise von einer Membran verschlossen. Auch Leche in Bronn's Klassen und Ordnungen erwähnt dieses Verhalten, das nach ihm ausserdem Crocidura und Otaria aufweisen (24).

Der Beckengürtel bietet wiederum Beziehungen dar zu den dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskeln. Erstere kommen an der cranialen Fläche oder Kante des Darmbeines zur Anheftung und erstrecken sich von hier über die mediale Kante, dem Rande des Planum glutaeale entlang. Von letzteren sind es wieder drei Systeme die uns hier angehen, die Bauch-, Oberschenkel- und Schwanzmuskeln. Perinaealmuskeln gelangen nicht am Hüftbein zur Insertion.

Das System der Bauchwand heftet sich am Ilium and Pubis. Als Quadratus lumborum erscheint ein sehr reducirtes Müskelchen. Es liegt ventral von den Processus transversi der Lumbalwirbel, heftet sich bei Bradypus gar nicht am Darmbein, bei Myrmecophaga am ganz medialen Theile dessen cranialen Randes. Die vorderen Bauchmuskeln, soweit sie sich am Ilium anheften, nehmen den meist lateralen Theil des cranialen Randes ein. Somit finden wir, ebenso wie bei den Beutlern, einen Hiatus zwischen den hinteren und vorderen Bauchmuskeln, der auch hier von den Rückenmuskeln ausgefüllt wird. Auf dem Pubis gelangen die vorderen Bauchmuskeln am cranialen Rande zur Insertion, von der Symphyse bis zur Haftstelle des Psoas minor (Fig. 18, 20).

Die Extremitätenmusculatur stimmt bei beiden Objecten im Ganzen überein. Die ventralen Componenten, M. Gracilis und die Flexoren, (i. e. bei Myrmecophaga: der Semimembranosus und Flexor cruris lateralis, bei Bradypus: ausser denselben auch der Semitendinosus), die Adductoren, Obturator externus und intermedius und Ischiofemoralis posterior haben ihre Haftstellen an der Aussenseite des Pubis und des Ischium. Die rein dorsalen Muskeln, M. Rectus femoris und M. Glutaeus profundus, kommen vom Ilium, während die cranialen Randmuskeln sich wieder auf das Pubis und Ilium vertheilen. Der Psoas minor inserirt an dem Uebergang der Margo pubica ossis ilei auf das Pubis und seine Haftstelle ist somit auf den Figuren nicht zu sehen. Der Pectineus entspringt am Schambein in der Nähe des Acetabulum, der Iliacus schliesslich kommt vom Planum iliacum. Ausser diesen drei Muskelabtheilungen, die wir bei allen Formen bisher gefunden haben, existiert bei beiden Species noch die Haftstelle eines Muskels, der in keiner der drei genannten Oberschenkelmuskelgruppen gehört. Ich nenne ihn Flexor femoralis; seine Anheftung findet sich am Ischium, von dem Flexor cruris lateralis bedeckt. Der Muskel inserirt bei Bradypus ganz, bei Myrmecophaga grösstentheils am Femur, indem einzelne Fasern auch an die Kniekapsel gehen. Im zweiten Theil dieser Untersuchungen hoffe ich nach zu weisen dass wir in ihm den bei diesen Species einzig anwesenden Repräsentanten der caudalen Randgruppe der Oberschenkelmuskeln zu erblicken haben. Es liegt hier ein unter den von mir untersuchten Fällen einzig dastehendes Verhältniss vor, denn bei allen übrigen Formen entspringen die Componenten dieser Gruppe von den Schwanzwirbeln.

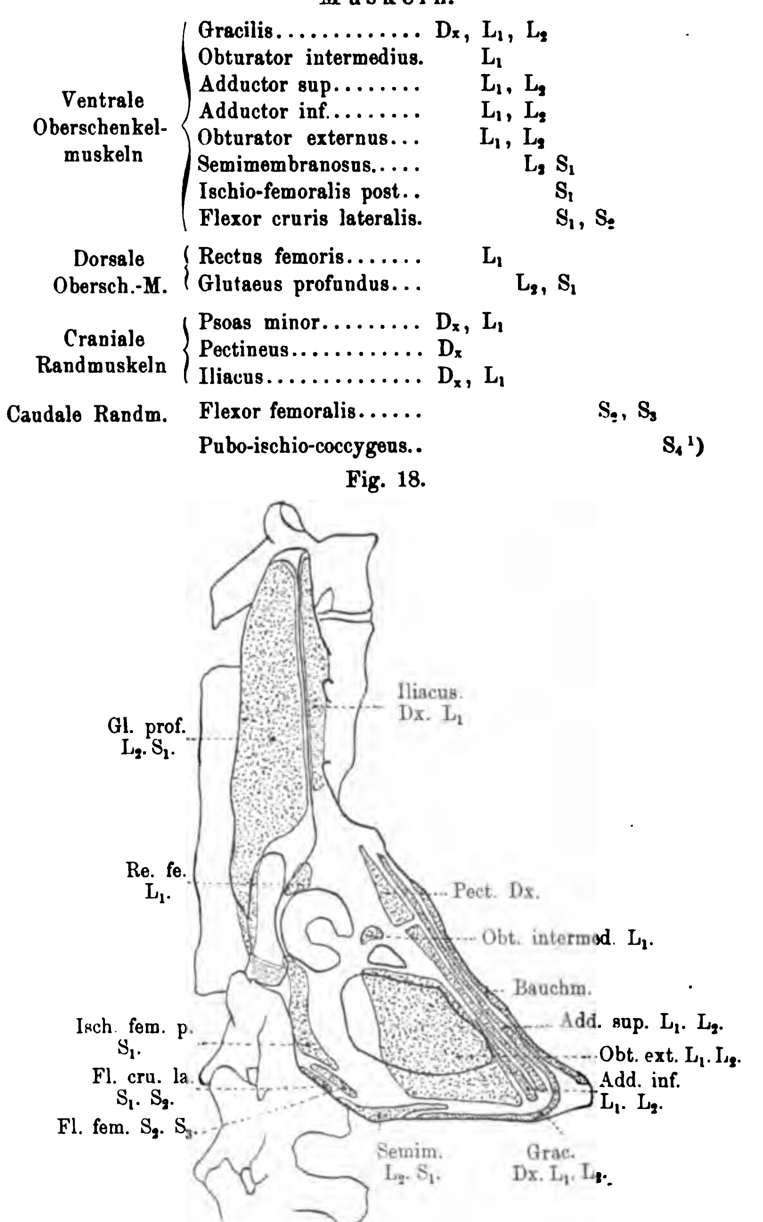
Von den Schwanzmuskeln hat nur ein einziger seinen Ursprung am Beckengürtel. Dieser nimmt die mediale Fläche des Pubis und Ischium ein, heftet sich an dem caudalen Rand des Hüftbeines von der Ischio-Sacralverbindung bis in die Nähe der Symphyse an und dehnt sich von hier ab bis zum vorderen Pubisrande aus.

Wenden wir uns zur Construction der Sklerozonen des Beckengürtels von Myrmecophaga. Die spinale Innervation der betreffenden Muskeln ist in nachstehender Tabelle übersichtlich dargestellt. Ich habe die Nerven in der gewöhnlichen Weise benannt, und bemerke nur, dass ich aus äusseren Gründen die Zahl der Brustwirbel nicht bestimmen konnte, somit den letzten Thoracalnerven als D^x bezeichnete. Weiter zähle ich am vorliegenden Object zwei Lumbalwirbel, habe aber die genaue Anzahl von Sacralwirbeln nicht erforscht.

Myrmecophaga didactyla. Uebersicht der metameren Herkunft der am Beckengürtel sich heftenden Muskeln.

Ventrale Oberschenkelmuskeln	Gracilis	D_x,	L_1,	L_2			
	Obturator intermedius		L_1				
	Adductor sup		L_1,	L_2			
	Adductor inf		L_1,	L_2			
	Obturator externus		L_1,	L_2			
	Semimembranosus			L_2	S_1		
	Ischio-femoralis post.				S_1		
	Flexor cruris lateralis				S_1, S_2		
Dorsale Obersch.-M.	Rectus femoris		L_1				
	Glutaeus profundus			L_2,	S_1		
Craniale Randmuskeln	Psoas minor	D_x,	L_1				
	Pectineus	D_x					
	Iliacus	D_x,	L_1				
Caudale Randm.	Flexor femoralis					S_2, S_3	
	Pubo-ischio-coccygeus						S_4 [1])

Fig. 18.



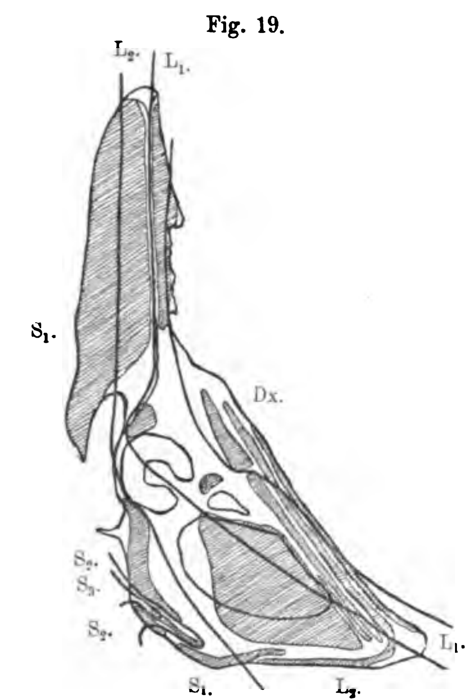
Myrmecophaga didactyla. Seitenansicht des Beckens mit Haftstellen der Muskeln und Angaben über deren metamere Herkunft.

[1]) Der am höchsten cranial eindringende Nerv.

Betrachten wir einstweilen wiederum nur die Aussenfläche. Man vergleiche dabei Fig. 19.

Ebenso wie bei allen bisher besprochenen Säugern möchte ich die Haftstellen der Bauchmuskeln nicht in die Construction beziehen. Die Tabelle belehrt uns über die Zahl der an der Gürtelaussenfläche vorkommenden Sklerozonen. Wir finden am Pubo-Ischium Haftflächen von Muskeln aus dem letzten dorsalen bis zum dritten sacralen Segmente, während am Ilium Muskeln entspringen, die den Segmenten D_x—S_1 entstammen. Als meist craniales Sklerozon finden wir somit das letzte dorsale (D_x), welches einen Theil der Haftstellen des Iliacus, des Psoas minor, den ganzen Ursprung des Pectineus mit einem Theile desjenigen des Gracilis umfasst. — Demnach zieht die Grenze zwischen diesem und dem ersten Lumbalsklerozon über das Planum iliacum, dicht an der Margo pubica, wegen der Psoasanheftung; geht ferner zwischen den Haftstellen des Pectineus und Obturator intermedius hindurch nnd schneidet schliesslich den Gracilisursprung.

Fig. 19.



Myrmecophaga didactyla. Die Sklerozonie an der Aussenseite des Beckengürtels. Die Muskelhaftstellen sind schraffirt.

Die nächstfolgende Grenze zwischen dem ersten und dem zweiten Lumbalsklerozon zieht über die Margo acetabularis ilei, zwischen Iliacus und Glutaeus profundus hindurch, sodann dorsal vom Ursprunge des Rectus, überschreitet die Pfanne, um nacheinander die Haftstellen des Obturator externus, Adductor inferior, Adductor superior und Gracilis zu schneiden.

Die Trennungslinie zwischen zweitemLumbal- und erstem Sacralsklerozon zieht etwa über die Mitte des Planum glutaeale, bleibt ventral vom Ischiofemoralis posterior und schneidet die Anheftung des Semimembranosus.

Einen eigenthümlichen Verlauf bieten die nun folgenden Grenzlinien dar. Diejenige zwischen erstem und zweitem Sacralsklerozon

geht zwischen den Haftstellen des Ischio-femoralis posterior und Flexor femoralis hindurch, und da letztere nicht aus dem ersten Sacralsegmente stammt, zieht sie ventral an seinem Ursprung vorüber, um dann wieder dorsalwärts zu biegen und den Flexor cruris lateralis zu schneiden.

Eine ebenso stark nach der Ventralseite convexe Krümmung zeigt die Grenze zwischen dem zweiten und dritten Sacralsklerozon. Denn letzteres, überhaupt das meist caudale an der Aussenseite des Gürtels, umfasst nur einen Theil der Anheftung des Flexor femoralis. Es wird in dieser Weise ein sehr typisches Bild hervorgerufen, das wir in gleicher Weise bei Bradypus wiederfinden. Während die vorderen Sklerozonen am Gürtel sich ziemlich breit erweisen, finden wir die Sklerozonen S_2 und S_3 am Ischium äusserst schmal und reducirt. Ausserdem zeigen sie im Gegensatz zu den übrigen eine starke Krümmung ventral- und caudalwärts.

Wir können jetzt Bradypus tridactylus betrachten. Die Ergebnisse der Untersuchung bezüglich der spinalen Innervation der uns interessirenden Muskeln habe ich in untenstehender Tabelle zusammengestellt. Es betheiligen sich an der Innervation die drei Lumbal- und vier Sacralnerven.

Bradypus tridactylus. Uebersicht der metameren Herkunft der am Beckengürtel sich heftenden Muskeln.

	Muskel	Segmente
Ventrale Oberschenkel-Muskeln	Gracilis	L_2, L_3
	Obturator intermedius	L_2, L_3
	Adductor sup.	L_2, L_3
	Adductor inf.	L_2, L_3
	Obturator externus	L_2, L_3
	Semimembranosus	L_3, S_1
	Semitendinosus	L , S_1
	Ischio-femoralis post.	S_1, S_2
	Flexor cruris lat.	S_2, S_3
Dorsale Obersch.-M.	Rectus femoris	L_2, L_3
	Glutaeus profundus	L_3, S_1, S_2
Craniale Randmuskeln	Psoas minor	L_1, L_2
	Pectineus	L_1, L_2
	Iliacus	L_2, L_3
Caudale Randm.	Flexor femoralis	S_2, S_3, S_4
	Pubo-ischio-coccygeus	S_4 [1]

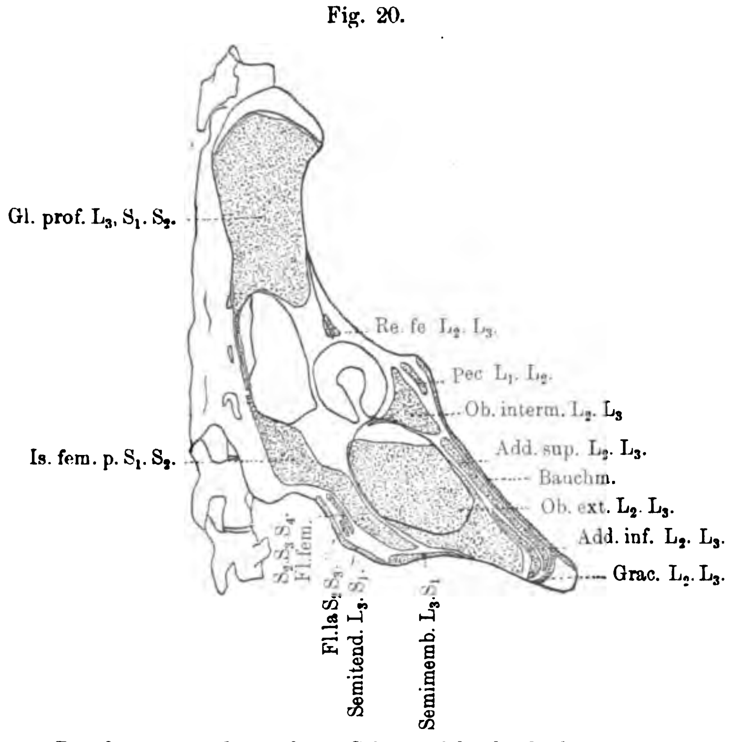
Wir lassen die Bauchmuskeln wiederum bei Seite und erfahren aus der Tabelle, wie am Pubo-Ischium die Segmente L_1—S_4 zur

[1]) Der meist craniale metamere Nerv.

Anheftung gelangen, indem das Ilium nur Derivaten aus den Segmenten L_2--S_2 zum Ursprung dient.

Die vorderste Grenzlinie an der Aussenseite des Hüftbeines zwischen den Sklerozonen L_1 und L_2 schneidet die Insertion des Psoas minor, den Ursprung des Pectineus, und zieht weiter am Pubis, cranial von der Haftstelle des Add. superior (in der Fig. 21 nur theilweise zu sehen).

Fig. 20.



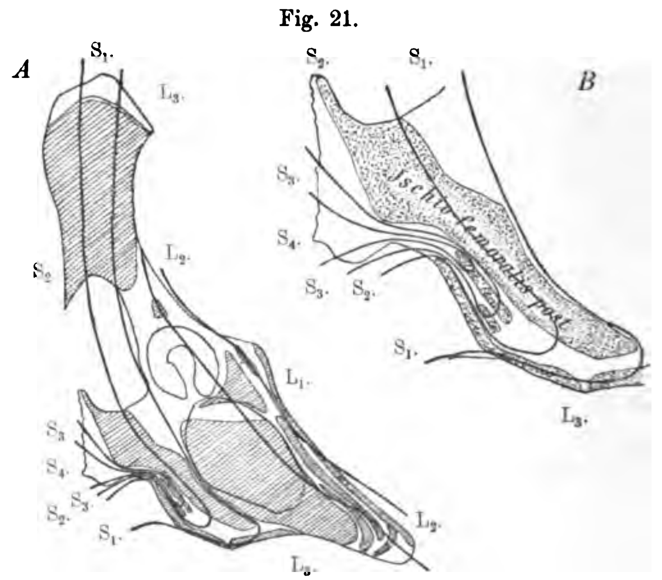
Bradypus tridactylus. Seitenansicht des Beckens mit Haftstellen der Muskeln und Angaben über deren metamere Herkunft.

Die Grenze zwischen dem zweiten und dritten Lumbalsklerozon durchtrennt die Haftstelle des Iliacus, dann diejenige des Rectus. Diese erste Strecke ihres Verlaufs konnte grössentheils in Fig. 21 nicht dargestellt werden. Sie zieht ferner über dem Acetabulum und schneidet die Ursprünge des Obturator intermedius, Obturator externus, Adductor inferior, Adductor superior, Gracilis. Die Haftstelle des letztgenannten Muskels liegt aber nur zum kleineren Theil auf dem Becken, da sie grösstentheils sich auf der aponeurotischen Bauchwand findet.

Die nächstfolgende Trennungslinie, die eine Grenze zwischen den Sklerozonen L_3 und S_1 darstellt, verläuft über dem Planum

glutaeale, sodann hinter das Acetabulum, zieht zwischen den Haftstellen des Ischio-femoralis posterior und Obturator externus hindurch, theilt den Ursprung des Semimembranosus und schliesslich denjenigen des Semitendinosus, indem sie caudalwärts biegt.

Fig. 21.



Bradypus tridactylus. *A.* Sklerozonie an der Aussenfläche des Beckengürtels. *B.* Vergrösserte Darstellung der Sklerozonen auf dem Ischium.

Die Grenze zwischen dem ersten und zweiten Sacralsklerozon finden wir wieder auf dem Planum glutaeale, sie ist aber mehr dem medialen Rand benachbart, verlässt sodann auf einer kurzen Strecke den Knochen, erreicht das Ischium und schneidet hier den Ursprung des Ischio-femoralis posterior. Jetzt muss sie um die Haftstelle des Semitendinosus herumbiegen, denn dieser Muskel stammt aus L_3 und S_1. Die Linie erlangt deshalb eine starke Krümmung dorsalwärts (man vergleiche besonders Fig. 21*B*, die diese Verhältnisse deutlicher als Fig. 21*A* hervortreten lässt).

Der eben beschriebenen Krümmung etwa parallel verläuft die Grenze zwischen dem zweiten und dritten sacralen Sklerozon. Dieselbe zieht dorsal an der Haftstelle des Ischio-femoralis posterior entlang, schneidet die Anheftungen des Flexor femoralis und des Flexor cruris lateralis und biegt sodann dorsalwärts.

Schliesslich hat auch die Grenze zwischen dem dritten und vierten sacralen Sklerozon einen ähnlichen Verlauf. Letzteres enthält nur einen Theil der Haftfläche des Flexor femoralis, und die erwähnte Grenzlinie schneidet demnach nur diese Haftfläche. Um dies zu

erreichen muss sie eine starke, ventralwärts convexe Krümmung aufzeigen. Das Verhalten der Sklerozonen auf dem caudalen Ischiumtheil erweist sich demnach im gleichen Sinne abgeändert wie dasjenige von Myrmecophaga. Man vergleiche die Fig. 21*B*. Auch hier sind die Sklerozonen sehr schmal und in typischer Weise ventral- und caudalwärts ausgebuchtet.

Wiewohl demnach die Construction der Sklerozonen bei Bradypus und Myrmecophaga auf dem Ischium sich eigenthümlich gestaltet, haben wir doch auch bei dieser Species gefunden, dass die Muskelhaftflächen an der Aussenfläche des Hüftbeines sich ungezwungen in vom Vorder- bis zum Hinterrande des Gürtels nach einander folgende Sklerozonen einreihen lassen.

VI. Beckengürtel vom Kaninchen.

Ich komme zur Beschreibung der Verhältnisse beim Kaninchen. Obwohl von Krause (23) in seiner bekannten monographischen Bearbeitung auch eine ausführliche Darstellung des Beckengürtels gegeben wird, dürfte es nicht überflüssig sein, einige für unseren Zweck wichtige Merkmale hervorzuheben. Besonders die Gestalt des Ilium interessirt uns. Nur in seinem ventralen Abschnitte, d. h. in dem Theile zwischen Acetabulum und Art. sacro-iliaca hat es eine dreiseitige Gestalt. Es sind hier eine mediale, ins kleine Becken schauende, Fläche und zwei lateral gewendete Flächen zu unterscheiden, die aber nicht von scharfen Leisten getrennt werden. Auf der Grenze der beiden lateralen Seiten erhebt sich eine Rauhigkeit, die dem Rectus zum Ursprung dient, und das untere Ende der Margo acetabularis darstellt (Fig. 22). Die vordere laterale Fläche ist nach dem Muskel, der von ihr entspringt, als Planum iliacum, die dorsale als Planum glutaeale zu betrachten. Cranialwärts geht dieser prismatische Theil des Knochens in eine Schaufel über, die im Gegensatz zu derjenigen von Phascolomys, Myrmecophaga und Bradypus fast sagittal gestellt ist. An ihr sind demnach eine laterale und mediale Fläche, ein dorsaler, ventraler und cranialer Rand zu unterscheiden. Die laterale Fläche wird gebildet aus der Fortsetzung der beiden lateralen Seiten des prismatischen Abschnittes nach vorn. Eine Margo acetabularis besteht nicht. Von dem Rectusursprunge zieht eine seichte Grube cranialwärts, und diese theilt die Aussenfläche des schaufelförmigen Ilium in eine kleinere ventrale Partie, und eine sehr viel grössere dorsale, die resp. nach den Muskelanheftungen das Planum iliacum und Pl. glutaeale darstellen. Die mediale Fläche der Schaufel ist die Fortsetzung der medialen Seite des ventralen Iliumtheiles, das Planum sacrale. Sie trägt die Gelenkfläche zur Verbindung mit dem ersten

der vier Sacralwirbel (Krause). Oberhalb der Facies articularis dehnt sie sich noch erheblich cranialwärts aus und dient hier den Rückenmuskeln zur Anheftung. Der ventrale Rand der Schaufel ist die Fortsetzung der Margo pubica, der dorsale diejenige der M. ischiadica. Ich bemerke, dass wir es hier wohl mit einer sehr primitiven Iliumform zu thun haben. Planum iliacum und Pl. glutaeale liegen grösstentheils in einer Ebene, und die Margo pubica stellt sich thatsächlich als ventraler, resp. primitiv cranialer Rand heraus. — Ich hebe ausserdem noch hervor die Existenz einer Eminentia ischii (Processus lateralis Krause), wie wir sie bei Phascolomys fanden. Auch hier wird sie von einem dreieckigen, dorso-ventral abgeplatteten Fortsatz gebildet, der mit seiner Basis dem Ischium aufsitzt oberhalb der Stelle, wo der dorsale in den caudalen Rand umbiegt (Fig. 22).

Das Hüftbein bietet Beziehungen zu den dorsalen Rückenmuskeln und zu den ventralen Bauch-, Gliedmaassen- und Schwanzmuskeln dar.

Was erstere angeht, so nehmen sie, wie schon bemerkt, die mediale Iliumfläche oberhalb der Art. sacro-iliaca ein, besonders auch am cranialen Rande entspringend, der an dieser Stelle einen hakenförmigen Fortsatz bildet.

Die Bauchmuskeln kommen am Ilium und am Pubis zur Anheftung. Die hintere Portion derselben, der Quadratus lumborum, inserirt an einer Rauhigkeit, die sich an der Innenseite des ventralen Darmbeinrandes vorfindet, etwa zur Höhe der oberen Grenze der Facies articularis. Diese Rauhigkeit wird von Krause Spina anterior inferior genannt, was irre leiten möchte. Denn wir haben in derselben keineswegs etwas, der gleichbenannten Spina des menschlichen Ilium, Homologes zu sehen. — Die vorderen Bauchmuskeln heften sich am ventralen Theil des cranialen Darmbeinrandes, bis zu dessen Umbiegestelle in den ventralen. Von hier zieht das Ligamentum inguinale zur Symphyse. Da dieses den unteren Rand der Bauchmuskeln bildet, erlangen dieselben am Pubis nur beschränkte Insertion unmittelbar neben der Symphyse.

Von den Extremitätenmuskeln vertheilen sich die ventralen: Gracilis, Flexoren, Adductoren, Quadratus femoris, Obturator externus, Gemelli, auf der Aussenseite des Pubis und Ischium. Nur der Obturator externus dehnt sich längs dem ventralen Rand des Foramen obturatorium an der Innenfläche des Pubis aus (Fig. 24, S. 104). Schliesslich gehört noch in dieser Gruppe der Obturator internus, der in zwei Portionen von der medialen Fläche des Hüftbeins kommt. Die craniale entspringt vorwiegend vom Pubis und Ilium, bis zur Facies articularis, die caudale vom Ischium (vergl. Fig. 24). Zu den eigentlich dorsalen Oberschenkelmuskeln rechne ich den Rectus

femoris, die Theile des M. glutaeus medius, den M. glut. minimus und den Tensor fasciae latae, die sämmtlich von der Aussenfläche des Ilium ihren Ursprung nehmen. — Von den cranialen Randmuskeln treffen wir folgende Componenten: den Psoas minor, der sich an der Eminentia ileo-pectinea heftet, den Pectineus, der in der Nähe des vorangehenden vom Pubis kommt, und den Iliacus am Ilium.

Bezüglich der an das Hüftbein gelangenden Schwanzmuskeln bemerke ich, dass uns hier eine viel kleinere Haftstelle begegnet, als bei den bisher untersuchten Säugern. Nur Phascolomys kommt dem vorliegenden Falle nahe, indem auch er eine Reduction des Schwanzes aufweist Ich beobachtete nur den Ischio-coccygeus, der sich am dorsalen Ischiumrande an einer als Spina etwas vorspringenden Erhebung heftet. Krause benannte den Muskel: Abductor caudae anticus. Daneben fand Prof. Bolk bei Untersuchungen, deren Ergebnisse er mir freundlichst zur Einsicht überliess, einen M. tuberoso-sacrum, der am Tuber ischii zur Anheftung kam. Letzterer wird von Krause nicht erwähnt.

Zur Bestimmung der Sklerozonen ist wiederum in nachstehender Tabelle die metamere Herkunft der in Betracht kommenden Muskeln angegeben. Sie rührt theilweise von Prof. Bolk, theilweise von mir selbst her. Beim Kaninchen sind 7 Lumbal- und 4 Sacralwirbel normal.

Lepus cuniculus. Uebersicht der metameren Herkunft der am Beckengürtel sich heftenden Muskeln.

Ventrale Oberschenkel-Muskeln	Gracilis, Adductor longus, Adductor brevis, Add. magnus, Obt. externus	L_6, L_7
	Semimembranosus anterior...	L_7, S_1
	Semimembranosus posterior..	L_7, S_1
	Quadratus femoris	L_7, S_1
	Gemellus superior..........	S_1
	Gemellus inferior..........	S_1
	Obturator internus.........	S_1, S_2
	Semitendinosus [1]...........	S_1, S_2
	Flexor cruris lateralis......	S_1, S_2, (S_3)?
Dorsale Oberschenkel-Muskeln	Rectus femoris.............	L_6, L_7
	Tensor fasciae latae........	L_6, L_7, S_1
	Glutaeus medius sup. + inf.	L_7, S_1
	Glutaeus minimus..........	L_7, S_1

[1]) Die angegebenen Segmente beziehen sich auf die Portion proximal von der Inscriptio tendinea.

Craniale Randmuskeln	Psoas minor	L_4, L_5, L_6
	Pectineus	L_5
	Iliacus	L_6, L_7
	Ischio coccygeus	S_3[1]

Auf die Bauchmuskelanheftungen nehmen wir wiederum keine Rücksicht. Wie aus der Tabelle hervorgeht, heften sich am Pubo-Ischium Derivate aus den Segmenten L_4—S_3, am Ilium solche aus den Segmenten L_6—S_1. Das höchste am Beckengürtel des Kaninchens auftretende Sklerozon (man wolle Fig. 23 vergleichen) ist demnach das vierte Lumbalsklerozon am Pubis. Dasselbe enthält nur einen Theil der Haftfläche des Psoas minor und findet sich deshalb an der Spitze der Eminentia ileo-pectinea.

Das fünfte Lumbalsklerozon ist schmal. Es umfasst nur den mittleren Theil der Psoasinsertion und die ganze Haftstelle des Pectineus.

Die Grenzlinie zwischen dem sechsten und siebenten Lumbalsklerozon schneidet am Ilium die Haftstellen des Tensor fasciae latae, Iliacus und Rectus. — Da ich den N. Obturatorius nicht aufgesplittert habe, bin ich nicht im Stande, die metamere Anlage jedes einzelnen der von ihm versorgten Muskeln anzugeben. Mit Hinblick auf die bis jetzt erzielten Resultate darf ich aber wohl die fragliche Linie über das Acetabulum verlängern und durch die Mitte der vom Obturatorius innervirten Muskeln ziehen.

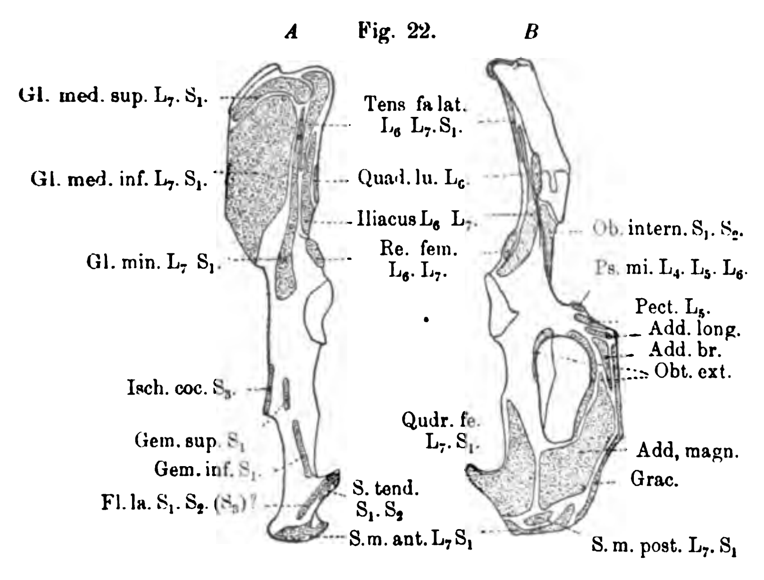
Die nächstfolgende Trennungslinie ist diejenige zwischen dem siebenten Lumbal- und dem ersten Sacralsklerozon. Sie schneidet nacheinander am Ilium die Haftstellen des Tensor fasciae, Glutaeus medius superior, Glutaeus medius inferior, Glutaeus minimus, zieht ferner ventral von den Ursprüngen der Gemelli, theilt sodann die Anheftungen des Quadratus femoris, Semimembranosus posterior und Semimembranosus anterior.

Die Grenze zwischen den Sklerozonen S_1 und S_2 ist quer durch die Ursprünge des Flexor lateralis und Semitendinosus zu construiren und zieht dann dorsalwärts um die Haftstelle des Semimembranosus anterior herum.

Es ist an der Innervation des Flexor lateralis und Semitendinosus auch noch der dritte Sacralnerv betheiligt. Ich bin leider nicht im Stande auszusagen, in welchen dieser Muskeln er eintritt, oder ob er vielleicht beide versorgt. Obwohl das dritte Sacralsklerozon somit noch am Hüftbein gefunden wird, ist es mir nicht möglich, den genauen Verlauf desselben zu bestimmen. Man hat in der in

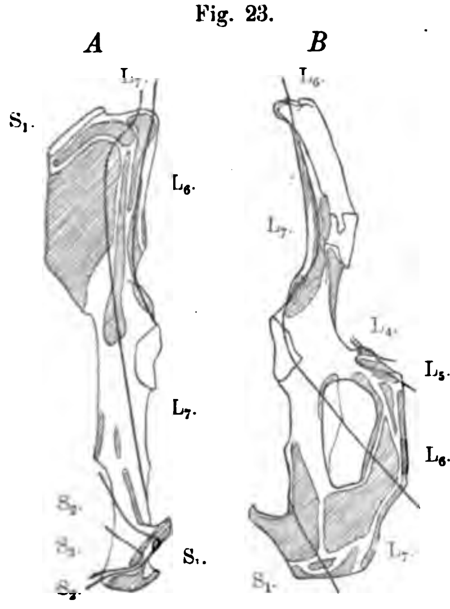
[1]) Der am höchsten eindringende metamere Nerv.

Fig. 22.



Lepus cuniculus. *A* dorso-laterale, *B* ventrale Ansicht des Beckengürtels mit den Haftstellen der Musculatur und deren metameren Herkunft.

Fig. 23.



Lepus cuniculus. Sklerozonie an der Aussenfläche des Beckengürtels. *A*. Dorso-lateralansicht. *B* Ventralansicht.

Fig 23 eingetragenen Linie, die dasselbe vom zweiten Sacralsklerozon trennen soll, nichts mehr zu erblicken, als eine Illustration der Thatsache, dass es noch überhaupt auf dem Ischium vorkommt. Die hintersten Sklerozonen auf dem Ischium erhalten so einen eigenthümlichen Verlauf, ohne dass die regelmässige Aufeinanderfolge auch nur im Mindesten Eintrag erleidet, wie denn im Ganzen die Aussenfläche des Beckengürtels auch beim Kaninchen sich nach Obenstehendem ungezwungen in jene Sklerozonen zerlegen lässt.

VII. Rückblick.

Wir haben jetzt an der Aussenfläche des Beckengürtels der verschiedensten Species den Verlauf der Sklerozonen zu construiren versucht. Wir fanden manches Wechselnde in Zahl, Ausdehnung und Form derselben. Diese Verschiedenheiten erregen nun zwar neue Fragen, die wir bald näher erörtern werden, aber es kommt jetzt in erster Linie darauf an, die Hauptsache der nunmehr vorliegenden Ergebnisse zu würdigen. Diese muss in der Möglichkeit der Sklerozonie überhaupt gesucht werden. Die von Bolk zuerst am menschlichen Beckengürtel, sodann am Schultergürtel, Oberarm- und Unterarmknochen nachgewiesene Erscheinung, dass sich in den definitiven Muskelhaftflächen die Anheftungszonen der einzelnen Segmente noch immer bestimmen lassen, und dass dieselben sich in cranio-caudaler Richtung in derselben Weise aneinander reihen, als die Muskelsegmente es einst in der Ontogenie gethan haben müssen, wird durch vorliegende Arbeit für die Aussenfläche der Beckengürtel der verschiedensten Vertebraten ebenfalls sicher gestellt.

Diese Thatsache ist an sich schon interessant. Sie belehrt uns über die Allgemeinheit der Sklerozonie. Es liess sich nicht von vornherein erwarten, dass dieselbe sich von den Urodelen bis zu den Säugern als gültig erweisen sollte. In viel höherem Maasse erregt sie aber unser Interesse, wenn wir auf die genetische Beziehung Acht haben, die ihr Bolk beim Menschen zu Grunde gelegt hat. In seiner ersten Arbeit über die Beziehungen zwischen Skelet und Musculatur (2) zog er aus dem Vorhandensein des Sklerozonensystems am menschlichen Beckengürtel drei verschiedene Folgerungen. Erstens, dass die Musculatur, noch vor ihrer Differenzirung in gesonderte Muskelindividuen, sich am skeletogenen Gewebe einpflanzt, mithin noch in der Form von Myotomen. Zweitens ging aus der Regelmässigkeit der Aufeinanderfolge der Sklerozonen hervor, dass die Muskeln nach ihrer Anheftung keine Verschiebung über das Skelet erlitten. Drittens schien es zur Erklärung der Verhältnisse nothwendig anzunehmen, dass die Skeletstrecke eines jeden Sklerozons sich auch in dem Niveau des entsprechenden Myotoms entwickelt hätte, und ihr Bildungsmaterial aus dem gleichen Segmente bezog. In späteren Untersuchungen wurde bald die letztere Folgerung aufgegeben, die beiden ersten blieben erhalten, wurden aber auf den Extremitätengürtel und die proximalen Abschnitte der freien Gliedmaassen, das Stele- und das Zeugopodium, beschränkt. Im zweiten Theil der Segmentaldifferenzirung u. s. w. wird S. 172 angegeben, dass die Ursprünge der Gliedmaassenmuskeln vom Rumpfe secundär zu Stande kommen; ebenso wird S. 187 an der Hand der

Figg. 38 und 39 dargethan, dass am distalen Abschnitt der vorderen Gliedmaasse beim Menschen durch die frühzeitige Superposition der Myotome an dieser Stelle die Sklerozonie verwischt wird. Aber es wird später (Segmentaldifferenzirung u. s. w. III) diese Thatsache im Gegensatz zu den Verhältnissen am Gürtel und an den proximalen Abschnitten der Gliedmaassen scharf hervorgehoben, und daselbst, S. 706, ein Versuch gemacht, den Unterschied zu erklären.

Wir haben uns an dieser Stelle nur mit dem Extremitätengürtel zu beschäftigen. Es fragt sich, ob unsere Ergebnisse eine Bestätigung der Bolk'schen Ansichten sind; ob eine genetische Beziehung zwischen Skelet und Musculatur in dem Sinne vorliegt, dass letztere noch vor ihrer Sonderung zur Anheftung kommt, und dass diese einst erhaltenen Haftstellen während der weiteren Entwicklung erhalten bleiben. Denn nur wenn das angenommen werden kann, bekommt die Sklerozonentheorie Bedeutung zur Reconstruction der ursprünglichen Anlage. Auch ohne eine eigentliche Segmentirung des Skelets vorauszusetzen, muss doch in diesem Falle zugegeben werden, dass „die Mesenchymmasse, mit welcher das noch metamer angeordnete Muskelsystem in Beziehung tritt", eine bestimmte, diesen Metameren entsprechende Ausdehnung zeigt.

Ueberblickt man die hier ausgeführten Constructionen, von den Urodelen bis zu den niederen Säugethieren, so ist es eine immer wiederkehrende Aufeinanderfolge der Sklerozonen, die sich am meisten in den Vordergrund stellt. Immer wieder reihen sich die Zonen vom cranialen bis zum caudalen Rande des Beckengürtels aneinander, ohne Unterbrechung, in eben derselben Reihenfolge, in der in der Ontogenese die Myotome hintereinander kamen; und in den meisten Fällen auch ohne sonderbare unregelmässige Krümmungen, wie sich das doch erwarten liess, wenn hier nur von einem zufälligen topographischen Verhältniss die Rede wäre. Dass die Sklerozonie immer wieder bei so entfernten Species zu Stande kommt unter so verschiedenen Bedingungen, weist mit grosser Bestimmtheit auf einen genetischen Grund derselben hin.

Zwar war das Gesetz nicht ganz ohne Ausnahmen. Doch muss erstens deren grosse Seltenheit betont werden. Denn was den eigentlichen Extremitätenmuskeln anbelangt, so konnten wir unter der grossen Zahl, der wir deren begegneten, nur dem Sartorius bei Marsupialiern secundäre Beziehungen zum Skelet zuschreiben. Andererseits aber fanden wir das Homologon dieses Muskels bei anderen Formen sich ohne Schwierigkeit in das Sklerozonensystem einreihen. Das Zustandekommen der secundären Beziehungen muss demnach unter specifischen Bedingungen vor sich gehen. Damit erwachsen der Sklerozonentheorie keine unüberwindlichen Hindernisse. Vielmehr erweist

sie sich auch hier fruchtbar, indem sie neue Fragen erweckt und zu deren Beantwortung auffordert. Gleiches gilt von jenen secundären Beziehungen, die wir am Rande des Gürtels fanden, bei Säugern die Haftstelle der schrägen und queren Bauchmuskeln und bei Cyclura die Anheftung des Transversus perinaei am Ischium.

Wir gelangen somit zu dem Schluss, dass die an der Aussenfläche des Hüftbeins der verschiedensten Vertebraten beobachtete Sklerozonie aufs Bestimmteste für die von Bolk postulirte Ansicht eintritt, dass am Gürtel des Extremitätenskelets „Myotome", nicht einzelne Muskeln sich einpflanzen, und dass die dadurch entstandenen Haftstellen nur in relativ seltenen Fällen eine nachträgliche Verschiebung erleiden. Es ist hiermit auch wohl die Meinung Braus' (l. c.) wiederlegt, nach welcher die Sklerozonentheorie für die Erkenntniss des tieferen genetischen Verhältnisses ohne jede Bedeutung sei. Jedenfalls erheischen diese Erscheinungen eine Erklärung. Und wer die Bolk'schen Anschauungen nicht theilen kann, dem liegt ob, einen neuen Erklärungsversuch zu machen.

Besondere Aufmerksamkeit lenken möchte ich in Zusammenhang mit Obenstehendem auf das Verhalten am Ilium von Cryptobranchus. Es finden sich am dorsalen Ende desselben, wie ich es früher beschrieben habe, Bauch- und Schwanzmuskeln, die hier unmittelbar aneinanderstossen und nur von einem Myokomma getrennt sind. Diese Zwischensehne, die auch am Darmbein zur Anheftung kommt, liefert uns gleichsam eine alte, ontogenetische Trennung zwischen dem ersten präsacralen und dem sacralen Myotom, und zeigt diese Trennung durch seine Ursprungslinie auch an der Oberfläche des Darmbeins (vergl. Fig. 1 S. 50). Am ventralen Abschnitte des Ilium entspringen die dorsalen Extremitätenmuskeln, und ein kleines Müskelchen, das ich zu der cranialen Randgruppe gehörig rechne. Somit liegt hier in diesen beiden Theilen desselben Knochens ein merkwürdiger Unterschied vor: im dorsalen Theil ist die ursprüngliche Metamerie erhalten, und sind die Sklerozonen unmittelbar als Anheftungsflächen des noch undifferenzirten metameren Materials gegeben, im ventralen Theil haben sich die Myotome in gesonderte Muskeln differenzirt, und sind die Sklerozonen nur noch aus der spinalen Innervation derselben ableitbar. Wenn nun in der That die Musculatur ihre Anheftung *vor* ihrer Differenzirung erhalten hat und dieselbe auch später immer bewahrt, so müssen die Sklerozonensysteme der beiden Iliumtheile vollkommen aneinander schliessen. Wenn aber diese Voraussetzungen nicht zutreffend sind, so ist eine derartige Uebereinstimmung in der Sklerozonie, dort, wo es die Anheftung undifferenzirter Myotome, und dort, wo es die Insertion

der aus diesen entstandenen Muskeln betrifft, wohl nicht zu erwarten. Ein Blick auf Fig. 4 lässt erkennen, dass dorsale und ventrale Iliumhälfte einander völlig entsprechen, und damit wird eine wichtige Stütze der Bolk'schen Ansichten gegeben.

Die Beweiskraft dieses Verhaltens könnte man nur dann anzweifeln, falls die Beziehungen des Myokomma zum Ilium nicht primär seien. Nun liegen, soweit mir bekannt, keine directen Angaben in der Ontogenie bezüglich der Entstehung dieses Zusammenhangs vor. Zwei Umstände scheinen jedoch auf eine frühzeitige Ausbildung desselben hinzuweisen. Erstens erwähnt Rabl von Tritonen, dass sich die Rippen an den Durchschnittslinien der Myokommata mit dem horizontalen Septum zwischen hypaxonischer und epaxonischer Musculatur entwickeln (30). Indem nun das Ilium in der Ontogenese dorsalwärts wächst, um das laterale Ende der Sacralrippe zu erreichen, wird es wohl gerade das Myokomma benützen, in dessen Niveau sich letztere entwickelt. Ein zweiter Umstand der auf eine primitive Beziehung des Myokomma zum Ilium hinweist, wird durch die Angabe Wiedersheim's geliefert, dass bei mehreren Urodelen diese Beziehung vorkommt; er bildet auch eine Larve von Rana paradoxa ab (32, Taf. VI, Fig. 64), wo die Knochenanlage genau in der Höhe eines Myokomma in den ventralen Seitenrumpfmuskeln liegt. Die allgemeine Verbreitung unter den Amphibien lässt wohl nicht auf secundäre, sondern primäre ontogenetische Beziehungen schliessen.

Man muss nach alledem zugeben, dass Bolk's Princip der genetischen Correlation zwischen Skelet und Musculatur für die Aussenfläche des Beckengürtels durch vorliegende Untersuchungen eine Bestätigung empfängt. Demnach werden nun auch Rückschlüsse auf primitive Ausdehnung und Gestalt der Anlage erlaubt. Ich muss nun auf einen Umstand aufmerksam machen, der für die Genauigkeit dieser Reconstructionen nicht ohne Wichtigkeit ist. Schon gelegentlich der Construction der Sklerozonen von Cryptobranchus habe ich die Unmöglichkeit einer vollkommen genauen Construction hervorgehoben. Es leuchtet jedoch ein, dass je kleiner und je zahlreicher die Haftflächen der Muskeln werden, deren metamere Herkunft man feststellen kann und um so grösser der von ihrer Gesammtheit eingenommene Bezirk der Knochenoberfläche, desto genauer auch die Bestimmung der Sklerozonen stattfinden muss, und desto mehr Werth die darauf fussenden Deductionen haben müssen. In diesem Sinne weichen nun die höheren Abtheilungen, Reptilien und Säuger, von den Urodelen ab. Vergleicht man Fig. 1 mit den Figg. 5, 7, 9 u. s. w., so ergiebt sich erstens, dass beim Cryptobranchus sich grosse Muskelmassen finden, an deren Stelle die

höheren Formen mehrere gesonderte Muskeln aufweisen. Zweitens aber zeigt Cryptobranchus einen gegenüber den höheren Vertebraten relativ kleinen Theil der ganzen Oberfläche des Knochens von Muskeln eingenommen. Besonders auffällig erscheint der Unterschied am Pubo-Ischium; wo bei Cryptobranchus nur ein schmaler Streifen längs der Symphyse bedeckt wird, erstrecken sich bei Cyclura und Ornithorhynchus die Haftflächen bis in die Nähe des Acetabulum. In dieser Weise finden wir demnach dass die höheren Formen eben durch die grosse Zahl und Verbreitung ihrer Muskelhaftstellen für die Sklerozonie und die darauf gegründeten Deductionen sich um so werthvoller erweisen müssen.

Darstellung der Sklerozonie an der Innenfläche des Beckens.

Wenden wir uns jetzt zur Darstellung der Sklerozonie an der Innenfläche des Gürtels. Ich habe im Vorhergehenden auch schon die Beziehungen erwähnt, die das Hüftbein an seiner medialen Fläche zur Musculatur darbietet, und brauche dieselben hier nicht aufs Neue zu beschreiben. Es soll nun gleich hervorgehoben werden, dass die Verhältnisse hier ganz anders liegen als an der Aussenfläche. Man merke sich in erster Linie, dass die Zahl der sich hier heftenden Muskeln immer sehr klein ist, was schon an sich, wie wir oben gesehen haben, die Bestimmung der Sklerozonie unsicher machen muss. Bei Monotremen und Edentaten kommt sogar nur ein einziger Muskel an der Innenfläche zur Anheftung, der dieselbe gänzlich bedeckt, der Pubo-ischio-coccygeus.

Vergleicht man aber näher die segmentale Herkunft der Muskeln an der Innenseite des Beckengürtels mit derjenigen an der Aussenfläche desselben, so findet man kaum je eine Aehnlichkeit, sondern fast immer eine Discongruenz. Um diese Thatsache übersichtlich für die untersuchten Formen darzustellen, habe ich in untenstehender Tabelle für jede derselben die Segmente, die an der Aussenfläche des Pubo-Ischium sich heften, über denjenigen an der Innenfläche geschrieben. Das Ilium kann unberücksichtigt bleiben, weil sich hier bei den höheren Wirbelthieren die von mir nicht untersuchten Rückenmuskeln einmischen.

Tabelle zur Vergleichung der Segmente, welche an der Aussen- und an der Innenfläche des Pubo-Ischium vorliegen.

Cryptobranchus japonicus..	pS_2, pS_1, S, (C_1)?
	pS_2, pS_1, S, C_1
Cyclura Harlanii..........	pS_5, pS_4, pS_3, pS_2, pS_1, S_1
	pS_4, pS_3, pS_2, pS_1, S_1

Ornithorhynchus paradox..	D_{15}, D_{16}, D_{17}, L_1, L_2,	S_1, S_2
Echidna hystrix..........	D_{14}, D_{15}, L_1, L_2, L_3, L_4,	S_1, S_2, S_3
Myrmecophaga didactyla...	D_x, L_1, L_2, S_1, S_2, S_3,	S_4, ? ?
Bradypus tridactylus.......	L_1, L_2, L_3, S_1, S_2, S_3, S_4,	S_4, ? ?
Petrogale penicillata.......	L_2, L_3, L_4, L_5, L_6,	L_5, L_6, S_1, S_2, ? ?
Cuscus orientalis...........	L_2, L_3, L_4, L_5, L_6, S_1,	L_5, L_6, S_1, S_2, ? ?
Phascolomys Wombat......	L_3, L_4, L_5, L_6, L_7, L_8,	L_7, L_8, S_1, ? ?
Lepus cuniculus............	L_4, L_5, L_6, L_7, S_1, S_2, S_3,	L_6, L_7, S_1, S_2, S_3, ? ?

Aus dieser Tabelle leuchtet die fast überall bestehende Discongruenz unmittelbar ein. Es erscheint dieselbe um so mehr beachtenswerth, als doch die Ausdehnung der Muskelhaftflächen an der Innen- und an der Aussenseite kaum verschieden ist, und in allen Fällen die Musculatur an der Innen- sowohl als an der Aussenfläche sich vom vorderen Pubis- bis zum hinteren Ischiumrande ausbreitet. Cryptobranchus und Cyclura zeigen noch ganze oder fast ganze Uebereinstimmung. Diese wird unter den Säugern jedoch nirgends mehr gefunden. Bei allen Säugern ist das Ursprungsniveau der Muskeln an der medialen Seite des Pubo-Ischium ein mehr caudales als dasjenige an der lateralen Fläche, und es giebt sogar drei Fälle wo das segmentale Niveau der ersteren gänzlich caudal von demjenigen der letzteren liegt (Ornithorhynchus, Echidna, Myrmecophaga). Diese Thatsache werden wir weiter unten verwerthen.

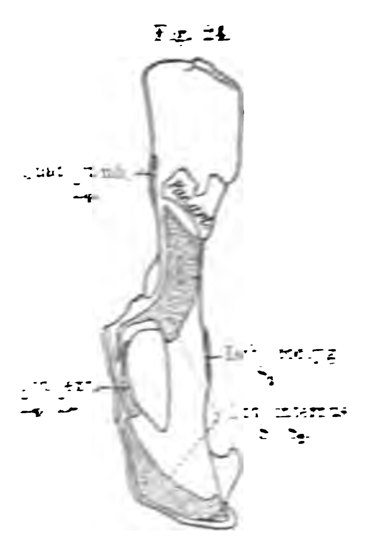
Es fragt sich jetzt, ob bei den Säugern auch noch etwa eine Sklerozonie an der Innenfläche des Gürtels besteht oder doch ein mehr oder weniger regelmässiges Fortschreiten in der Anheftung der Segmentderivate in *dem* Sinne, dass dem Vorderrande des Pubis benachbart mehr craniales, dem hinteren Ischiumrande angrenzend mehr caudales Material zur Anheftung gelangt. — Bei jenen Formen, wo überhaupt nur ein einziger Muskel an der Innenfläche des Beckens entspringt, wie bei Monotremen und Edentaten, lässt sich darüber nichts aussagen. Bei Marsupialiern und Lepus scheint eine regelmässige Aufeinanderfolge aber nicht anwesend zu sein.

Bei ersteren kommen die Schwanzmuskeln und der Obturator internus in Betracht. Nun erstreckt sich der Pubo-coccygeus bei Petrogale und Cuscus bis zum vorderen Pubisrande, während der Obturator internus, der doch aus einem segmental höheren Niveau

stammt, sich nicht so weit cranialwärts ausdehnt, sondern sich auf das Ischium beschränkt. Phascolomys, bei dem das Grössenverhältniss zwischen den erwähnten Muskeln gerade umgekehrt als für die beiden anderen Species ist, mag doch kein günstigeres Verhalten darbieten, denn noch immer entspringt der segmental tiefer stammende Pubo-coccygeus von der Innenseite der Symphyse.

Bezüglich des Kaninchens wolle man Fig. 24 vergleichen. Wir haben es hier mit drei Muskeln zu thun, dem Obturator internus, Obturator externus und Ischio-coccygeus. Ersterer entspringt mit zwei Portionen, von denen sich die craniale auch noch cranial von dem Obturator externus ausbreitet. Doch stammen sowohl die craniale als die caudale Portion des Obturator internus aus den Segmenten S_1 und S_2, während der Obturator externus aus L_6, L_7 hervorgegangen ist. In der That, es lässt sich auch hier keine regelmässige, vom vorderen bis zum hinteren Beckenrande fortschreitende Reihenfolge ausfindig machen.

Fig. 24.

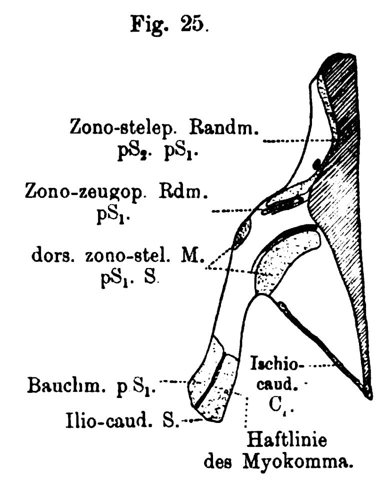


Lepus cuniculus. Innenseite des rechten Beckengürtels mit Angabe der Haftstellen und metamerer Herkunft der einzelnen Muskeln.

Nun lässt sich erwarten, dass bei jenen Formen, die schon im segmentalen Niveau der betreffenden Muskeln eine grössere Uebereinstimmung zwischen innerer und äusserer Beckenfläche aufweisen als die Säuger, auch die Aufeinanderfolge in der Anheftung des metameren Materials besser zu Tage komme. Für Cyclura und Cryptobranchus kann ich diese Erwartung nur bestätigen. Fig. 25 stellt eine Innenansicht des linken Beckengürtels von Cryptobranchus dar mit den Haftflächen der Muskeln und deren metamere Herkunft. Die daneben stehende Fig. 26 giebt ein Bild der Sklerozonie. Ich brauche keine detaillirte Beschreibung beizufügen; die Construction bietet keine Schwierigkeiten. Ich lenke nur die Aufmerksamkeit auf die Thatsache, dass wir hier eine unverkennbare Uebereinstimmung zwischen dem Bild der Fig. 26 mit dem Fig. 4 (S. 56) verzeichnen müssen. Nur die caudale Sklerozone erscheint an der Innenfläche als schmaler Streifen längs dem lateralen Ischiumrande, während sie an der Aussenfläche nur die caudale Spitze des Ischium einnehmen kann. Im übrigen finden wir auch an der

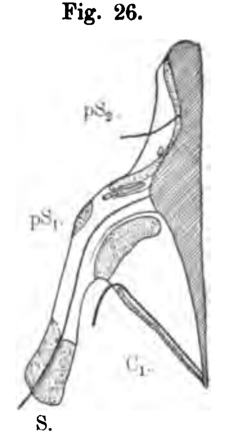
medialen Beckenfläche die regelmässige, in cranio-caudaler Richtung fortschreitende Reihenfolge der Sklerozonen wieder zurück.

Fig. 25.



Cryptobranchus japonicus. Innenseite des linken Beckengürtels mit Haftstellen der Muskeln und Angabe der metameren Herkunft derselben. Die Schnittfläche der Symphyse ist schraffirt.

Fig. 26.



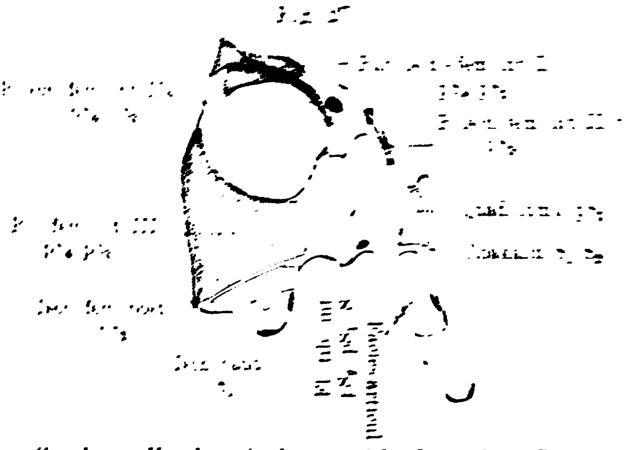
Cryptobranchus jap. Die Sklerozonie an der Visceralfläche des Beckengürtels. Die Haftstellen der Muskeln punktirt; die Schnittfläche der Symphyse schraffirt.

Gleiches gilt für Cyclura. Fig. 27 giebt eine Darstellung der Muskelhaftflächen an der Innenseite des rechten Hüftbeines, Fig. 28 der daraus abgeleiteten Sklerozonie. Ohne auch hier eine eingehende Beschreibung zu geben, bemerke ich nur, dass die Construction der Sklerozonen pS_4 und pS_3 aus der metameren Herkunft der verschiedenen Theile des Pubo-ischio-femoralis internus abgeleitet wurde, die auch in Fig. 27 angegeben ist. Wenn nun auch bei Cyclura die Anheftungszonen des segmentalen Materials im Grossen und Ganzen wiederum vom vorderen bis zum hinteren Beckenrande regelmässig aufeinanderfolgen, so ergiebt sich doch aus einer Vergleichung der Fig. 28 mit Fig. 6, dass die Innen- und Aussenfläche des Hüftbeines keinen völlig übereinstimmenden Sklerozonenverlauf zeigen. In diesem Sinne führt Cyclura von Cryptobranchus zu den Säugern, wo sich eine Sklerozonie an der Innenseite des Gürtels gar nicht nachweisen lässt.

Nachdem wir jetzt die Thatsachen erkannt haben, erhebt sich die Frage, wie dieselben erklärt werden sollen. Der Gegensatz zwischen der Aussenfläche und der Innenseite des Gürtels ist doch beim ersten Blick befremdend und konnte nicht von vornherein erwartet werden. In erster Linie muss nun bemerkt werden, dass wir es an der Visceralfläche des Hüftbeins namentlich mit zwei

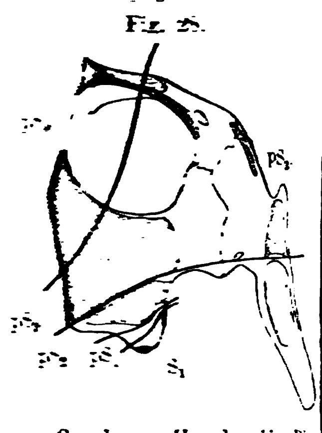
[illegible] Gliedmaassen-[illegible] ausschliesslich be-[illegible] Grenze zwi-[illegible] hingegen, wo

Fig. [illegible]



Cyclura Harlanii. [illegible] Beckengür-tels mit Haftstellen der Muskeln [illegible] schraffirt [illegible] Symphysis [illegible] und der Symphysis [illegible]

Fig. [illegible]



Cyclura Harlanii. Die Skler[illegible] an der Innenfläche des Beckengürtels.

fast nur Extremitätenmusculatur in Betracht kommt (Cryptobranchus, Cyclura), mussten wir die grösste Uebereinstimmung verzeichnen. Daraus geht hervor, dass wir wohl für beide Muskelsysteme mit verschiedenen Momenten zu rechnen haben.

Was die Gliedmaassenmuskeln angeht, so ist an die Möglichkeit zu denken, dass dieselben nicht sofort an der Innenfläche des Gürtels lagern, sondern dass sie ihren Ursprung an dieser Stelle erst erlangen, indem sie ontogenetisch über dem Vorder- oder Hinterrande der Gürtelanlage nach innen wachsen. Dieser Vorgang lässt sich für einzelne Muskeln in der Phylogenese ohne Schwierigkeit verfolgen, wie im zweiten Theil dieser Untersuchungen dargestellt werden soll. Als Beispiel nenne ich den Obturator internus, der bei Monotremen und Edentaten fehlt, um erst bei den höheren Säugern als selbständig gewordene Portion des Ischiofemoralis posterior jener Formen eine Ursprungsfläche an der Gürtelinnenfläche aufzuweisen. Diese phylogenetische Wanderung wird sich nun mit grösster Wahrscheinlichkeit in der Ontogenese wiederholen, wie auch nur aus dieser Annahme die Innervation des Muskels verständlich wird. Ohne das an dieser Stelle weiter zu erörtern, muss ich doch bemerken, dass auch für die anderen Gliedmaassenmuskeln an der Visceralfläche des Hüftbeins eine ontogenetische Wanderung aus mehreren Gründen wahrscheinlich ist.

Wenn die Sache sich nun so verhält, können wir uns nicht wundern, dass keine vollkommene Uebereinstimmung in der Anheftung des metameren Materials an beiden Seiten des Gürtels vorliegt. Zwar muss ein Fortschreiten in cranio-caudaler Richtung auch an der Innenfläche nachweisbar sein, indem die Muskelmasse, die um den Vorderrand des Gürtels sich nach innen wendet, immer eine segmental mehr craniale Lage einnimmt als jene, die sich um den Hinterrand schlägt. Doch wird die genaue Ausdehnung ihrer Haftflächen an der Visceralseite wohl von functionellen Momenten abhängig sein, die sich an der Aussenfläche nicht in gleicher Weise geltend machen können.

Etwas anders verhält es sich mit den Schwanzmuskeln. Ich habe oben darauf hingewiesen, wie das segmentale Bildungsniveau der Musculatur an der Innenfläche des Gürtels bei Säugern mehr caudal liegt als dasjenige der Muskeln, die sich an der Aussenfläche heften. Am deutlichsten fanden wir das bei Ornithorhynchus, Echidna und Myrmecophaga ausgesprochen und Bradypus schliesst sich denselben unmittelbar an, indem das letzte Segment an der Aussenfläche, S_4, zugleich das erste an der Innenfläche darstellt. Bei den anderen Formen mischen sich Gliedmaassenmuskeln ein, nämlich der Obturator internus, und beim Kaninchen auch der Obturator externus. Lässt man dieselben bei Seite, so kommt auch bei ihnen deutlicher zu Tage, wie an der Innenfläche des Beckengürtels der Säugethiere eine Musculatur sich heftet, die ganz oder fast ganz segmental caudal von derjenigen an der äusseren Fläche liegt. Diese Thatsache wird erklärbar, wenn wir berücksichtigen, dass im Gegensatz zu Cryptobranchus und Cyclura das Hüftbein der Säuger eine erhebliche Lagerungsveränderung gegenüber der Wirbelsäule in der Ontogenese erleidet. An derselben ist das ganze freie Gliedmaass betheiligt und es werden demnach die Sklerozonen an der Aussenfläche des Gürtels von ihr nicht beeinträchtigt. Wie wir bald näher erfahren werden, gelangt durch diesen Lagewechsel besonders das Pubo-Ischium in eine mehr caudale Region. Dabei schiebt es sich offenbar oberflächlich von der dort befindlichen Muskelmasse und geht mit derselben an ihrer Innenfläche Beziehungen ein.

Wir haben somit gefunden, dass an der Innenfläche des Beckengürtels andere Verhältnisse herrschen als an der Aussenfläche. Konnten wir bei Urodelen und Reptilien noch ein, obwohl der Aussenfläche nicht vollständig entsprechendes, Regelmaass in der Anheftung der Myotomderivate nachweisen, so sehen wir uns andererseits genöthigt, anzunehmen, dass secundäre Ausbreitung an der visceralen Beckenfläche nicht auszuschliessen ist; und bei den Säugern können sogar in späteren Stufen der Ontogenie Bezieh-

ungen zu neuen, mehr caudalen Muskelsegmenten erhalten werden. Damit werden nun erstens in keiner Weise die Folgerungen, die wir für die Aussenfläche ziehen mussten, gefährdet. Denn diese stützen sich auf ihre eigenen Beweisgründe und können überhaupt nie durch die allgemeine Ueberlegung zu nichte gemacht werden, dass es wohl an anderer Stelle Beziehungen zwischen Skelet und Musculatur geben mag, die nicht frühzeitig von den Myotomen selbst herrühren und weiterhin fortwährend erhalten sind. Und eine zweite Bemerkung, die ich hier anknüpfe, ist diese, dass, indem uns die Sklerozonie an der Aussenfläche des Gürtels so deutlich auf primitive Beziehungen hinweist, sie allein uns zu Rückschlüssen auf ontogenetische Gestalt der Skeletanlage führen kann. Bei diesen Betrachtungen, zu denen wir uns nun wenden wollen, haben wir die Innenfläche des Beckengürtels nicht zu berücksichtigen.

Vergleichung der segmental-anatomischen Ergebnisse.

Die bisherige Untersuchung hat uns von mehreren Species die Sklerozonie kennen lernen lassen. Dabei zeigte die Construction für jede Species ein eigenes Gepräge. Während wir nun im Vorhergehenden nur die Thatsache der Sklerozonie an sich beleuchtet haben, und das Charakteristische in jeder Construction kaum beachteten, muss jetzt, nachdem wir die Sklerozonie als genetisches Princip gewürdigt haben, eine Vergleichung der verschiedenen Species vorgenommen werden. Es kann nicht Zweck der vorliegenden Arbeit sein, jede individuelle Eigenthümlichkeit eingehend zu behandeln, wenn auch immerhin neue Gesichtspunkte damit gewonnen wären. Es kommt uns hier nur darauf an, einzelne wichtige Eigenschaften des sklerozonischen Bildes herauszugreifen und dieselben einer kritischen Darstellung zu unterwerfen. Schon oben habe ich motivirt, weshalb dabei nur die Aussenfläche des Beckengürtels in Betracht genommen wird. Als solche wichtige Eigenschaften der Sklerozonie an der Aussenseite des Beckengürtels werden wir nun im Folgenden besprechen: die *Zahl* der Sklerozonen, die *Verlaufsrichtung* derselben und ihre verschiedene *Art*, namentlich, ob sacrale oder präsacrale Sklerozonen vorliegen, mit dem sich daran knüpfenden Nachweis einer Verschiebung des Gürtels caudalwärts in der Ontogenie.

Eine Vergleichung der *Zahl* der Sklerozonen würde an sich wenig Interesse beanspruchen können, wenn nicht Rückschlüsse auf die Ausdehnung der Skeletanlage damit verbunden wären. Die Zahl der Sklerozonen können wir als Maass der segmentalen Ausdehnung

der Gürtelanlage betrachten. Denn wir erblicken im Sklerozon die Skeletstrecke, an der sich einst ein noch undifferenzirtes Myotom heftete und an welcher dieser Verband weiterhin immer beibehalten wurde, indem die Sonderungsproducte des Myotoms sich nicht weiter über dem Skelet ausbreiteten. Die Zahl der Sklerozonen auf einem Skelettheile giebt uns nicht nur die Zahl der Myotome, die mit demselben in Berührung traten, sondern auch die segmentale Ausdehnung der Mesenchymmasse, aus der sich das Knochenstück entwickelt. Denn die Myotome können ihre Beziehung nicht erlangen, wenn kein entsprechendes Mesenchym vorhanden ist, mit dem sie sich verbinden können. Wenn wir nun mit Bolk (5) dieses Mesenchym im Folgenden als *Anlage* beschreiben, so ist eine Vergleichung der Zahl der Sklerozonen im Grunde nichts anderes, als die Vergleichung der Zahl der Segmente, in denen sich die Anlage des Beckengürtels erstrecken muss. Unter Berücksichtigung dessen habe ich nun in einer Tabelle die Ausdehnung jener Anlage bei den verschiedenen Formen übersichtlich dargestellt. (S. 110).

In dieser Tabelle werden die Anlagen der beiden Gürteltheile durch horizontale Linien graphisch abgebildet. Für jede Species ist das Ilium als dunkle, das Pubo-Ischium als doppelte Linie gezogen. Die Länge dieser horizontalen Linien giebt die *Zahl* der Sklerozonen an, die überhaupt an dem Skelettheil gefunden werden, mithin die Zahl der Segmente, in denen dasselbe sich erstreckt [1]). Die Lage der Linien lässt erkennen, *welche* Sklerozonen den Skelettheil bedecken. Zu letzterem Zweck war es nothwendig, die bis jetzt verwendete, für jede Species auf der besonderen Zusammensetzung der Wirbelsäule sich gründende Nomenclatur durch eine allgemein gültige Bezeichnung zu ersetzen. Es genügte dabei, an dieser Stelle die lumbo-sacrale Grenze als festen Vergleichungspunkt zu nehmen, wiewohl die Lage dieser Grenze in der Wirbelreihe bekanntlich eine überaus wechselnde ist. Ich habe daher alle Sklerozonen auf *präsacrale* und *sacrale* zurückgeführt. Erstere sind diejenigen, welche mit cranial vom ersten Sacralwirbel austretenden

[1]) Es soll an dieser Stelle bemerkt werden, dass ich bei den Säugern die Haftstelle des M. Psoas minor immer *nur* dem Pubo-ischium beigezählt habe, obwohl dieselbe bei Marsupialiern, Edentaten und Lepus sich etwas über die, auf bestimmten Stufen knorpelige, Ileo-Pubisgrenze nach dem Ilium hin ausbreitet. Ich glaube dazu berechtigt zu sein, weil diese Grenze eben noch nicht an der oben definierten *Anlage* existiert. Es hat deshalb keinen Sinn, sie dieser jungen ontogenetischen Form consequent an zu legen, und man gewinnt eine klarere Uebersicht, wenn man die erwähnte Haftstelle als immer nur für die Anlage des Pubo-Ischium, *nicht* auch für jene des Ilium, maassgebend betrachtet.

…andal vom ers…
… Die erwähn…
… dunkle Linie …

… Wir wollen …
… und wenig…
… ihnen die Ve…
… dass die A…
… $pS_1—S_2$ …

… Breite

aus pS_4 hinausziehen, ohne doch mit ihrem hinteren Ende schon in S_2 zu stecken. Damit wäre aber ein Zustand erhalten, wie er von Cuscus dargeboten wird. Umgekehrt liesse sich durch eine kleine craniale Verschiebung der Anlage von Petrogale ein Zustand herbeiführen, wo noch immer ihr vorderes Ende in pS_4 lagerte, während ihr hinteres Ende schon S_1 verlassen und jetzt in pS_1 sich fände, ein Verhalten, das von Phascolomys aufgewiesen wird Es lässt sich demnach denken, dass bei den erwähnten drei Species die Iliumanlage in der That gleich gross gefunden wird, dass sie aber bei Cuscus etwas mehr caudal als bei Petrogale, bei diesem wieder etwas mehr caudal als bei Phascolomys gebildet wird. Ich setze dabei voraus, dass bei diesen verwandten Species der erste Sacralwirbel der gleichgenummerte in der Wirbelreihe ist. Falls dem nicht so sei, so bliebe doch das Gesagte und das nun Folgende mit nur geringen Modificationen in Kraft. Es erhebt sich nämlich jetzt die Frage, ob es Daten giebt, die in der That darauf hinweisen, dass die Bildung der Extremitäten bei den genannten Species, und namentlich des Ilium, in verschiedener Höhe zur Wirbelsäule vor sich geht.

Betrachten wir in dieser Hinsicht Petrogale und Cuscus etwas näher, so finden wir, dass am Ilium dieser Formen drei homologe Muskeln entspringen, die bei Cuscus entschieden mehr caudal sich differenziren. Man vergleiche in unterstehender Tabelle deren Herkunft.

	Rectus femoris	Sartorius	Glutaeus minimus
Petrogale.....	pS_4, pS_3, pS_2	pS_4, pS_3	pS_2
Cuscus.......	pS_3, pS_2	pS_3	pS_2, pS_1

Zwar entstammen die beiden anderen am Ilium entspringenden Muskeln: der Iliacus und der Glutaeus medius, den gleichen Segmenten; daraus kann aber nicht gefolgert werden, dass sie bei Petrogale und Cuscus sich in gleicher Höhe differenziren. Nur geht daraus hervor, wenn man einstweilen alle möglichen anderen Speciesunterschiede bei Seite lässt, dass die Niveaudifferenz bei beiden Species weniger als ein Segment betragen muss. Dass eine solche Differenz in der That besteht, scheint mir durch das Verhalten des Rectus femoris, Sartorius, Glutaeus minimus bewiesen. Damit ergiebt sich dann die Möglichkeit und sogar die Wahrscheinlichkeit, dass der Unterschied der Segmentzahl, in der bei Petrogale und Cuscus die Iliumanlage gefunden wird, nicht auf einen wirklichen Breitenunterschied, sondern auf einen topographisch-intersegmentalen Unterschied zurückzuführen sei.

Deutlicher noch liegen die Verhältnisse bei einer Vergleichung von Petrogale und Phascolomys. Hier findet man schon bei ge-

nauer Betrachtung des sklerozonischen Bildes auf dem Ilium der beiden Species einen Niveauunterschied angezeigt, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Sklerozonen L_3, L_4, L_5, L_6 von Petrogale den Sklerozonen L_5, L_6, L_7, L_8 von Phascolomys gleichzusetzen sind. So sieht man auf Fig. 13 (S. 78) die Grenzlinie zwischen L_4 und L_5 bei Petrogale über das Planum iliacum ziehen und den Rectusursprung schneiden. Demgegenüber finden wir diese Linie bei Phascolomys zwischen L_6 und L_7 (Fig. 17 S. 83) nicht mehr auf dem Planum iliacum, sondern an der caudalen Grenze desselben, an der Margo acetabularis. Sie schneidet jetzt die Haftfläche des Glutaeus minimus und bleibt somit caudal von dem Ursprunge des Rectus. In dieser Linie, und ähnliches kommt auch an den anderen zum Ausdruck, sieht man, wie das Sklerozonensystem auf dem Ilium bei Phascolomys, gegenüber Petrogale, caudalwärts versetzt ist, was sich nur erklären lässt durch ein Emporrücken der Anlage in umgekehrter Richtung. Gleiches kommt übrigens zum Vorschein, wenn man das Ursprungsniveau jeder Muskel für sich betrachtet. Nachstehende Tabelle giebt davon einen unzweideutigen Beweis.

	Rectus femoris	Sartorius	Iliacus	Glut. med.	Glut. min.
Petrogale...	pS_4, pS_3, pS_2	pS_4, pS_3	pS_3, pS_2	pS_2, pS_1, S_1	pS_2
Phascolomys	pS_4, pS_3	pS_4	pS_4, pS_3,	pS_2, pS_1	pS_3, pS_2

Wir finden das Niveau aller Muskeln in derselben Richtung bei Phascolomys von Petrogale abweichend. Es ist überall etwas mehr cranialwärts gelagert. Somit haben wir es hier nicht mit Variationen einzelner Muskeln zu thun, sondern die ganze Iliumanlage liegt bei Phascolomys cranial von derjenigen bei Petrogale.

Wir gelangen nach alledem zu dem Schluss, dass jene Höhenunterschiede der Iliumanlage, die wir bei den untersuchten Marsupialiern postuliren mussten, wenn die Differenzen in der Gesammtzahl der Segmente auf solche und nicht auf wirkliche Breitenunterschiede zurückzuführen seien, in der That vorliegen. Wenn somit überhaupt noch Verschiedenheiten in der Breite bestehen, so können dieselben doch nur unwichtig sein, ein Ergebniss, das umsomehr beachtet werden soll, als in der Configuration des erwachsenen Ilium von Phascolomys einerseits, und desjenigen von Petrogale und Cuscus andererseits ein auffälliger Unterschied beobachtet wird Nehmen wir an, dass die Breite der Anlage bei den untersuchten Marsupialiern etwa die gleiche sein mag, so kann dieselbe nicht mehr als die Höhe vierer Segmente betragen (da die Anlage bei Cuscus und Phascolomys sich nur auf vier Segmente erstreckt), muss aber grösser als drei sein (da sie bei Petrogale sich in fünf Segmenten ausdehnt).

Betrachten wir jetzt die Monotremen. Die Iliumanlage von Ornithorhynchus erstreckt sich in den Segmenten pS_4—pS_2, diejenige von Echidna in den Segmenten pS_5—pS_2. Ich brauche nicht zu betonen, dass es auch hier von vornherein nicht möglich ist, auf eine verschiedene Breite der Anlagen bei beiden Species zu schliessen. Es wäre möglich, dass wir es nur mit einer cranialen Verschiebung von Echidna gegenüber Ornithorhynchus zu thun hätten. Eine solche ist thatsächlich nicht zu verkennen. So finden wir den Glutaeus profundus bei Ornithorhynchus den Segmenten pS_3, pS_2 entstammen; den am meisten an der Innervation betheiligten Nerv habe ich unterstrichen. Bei Echidna kommt dieser Muskel aus pS_4, pS_3, pS_2; auch hier habe ich durch Striche die relative Stärke der Wurzeln angegeben. Man erkennt, wie das am meisten an der Innervation betheiligte Segment, bei Echidna (pS_3) hinsichtlich des Sacrum eine mehr craniale Lage hat, als bei Ornithorynchus (pS_2). Mithin ist nicht nur der Vorderrand des Ilium, sondern auch der Hinterrand emporgerückt. Die Anlage als Ganzes scheint wohl bei Echidna etwas mehr cranial zu liegen, als beim Ornithorhynchus. Es besteht demnach die Möglichkeit, dass der einzige Unterschied zwischen beiden Species nur eine verschiedene Höhe der Anlage ist. Doch möchte ich im Hinblick auf die Verhältnisse am Pubo-Ischium (und an den distalen Abschnitten der Gliedmaasse) eine wirkliche segmental breitere Anlage des Ilium von Echidna nicht ganz ausschliessen.

Was die Edentaten angeht, so finden wir das Ilium von Myrmecophaga in den Segmenten pS_3—S_1, von Bradypus in den Segmenten pS_2—S_2. Hier kommt somit eine Verschiebung caudalwärts bei letzterem gegenüber ersterem sehr klar zum Ausdruck. Diese Verschiebung beträgt jedoch kein ganzes Segment. Dies geht aus einer Vergleichung der sklerozonischen Bilder hervor. Wenn wir die Möglichkeit von tiefgreifenden Speciesunterschieden unberücksichtigt lassen, da doch ein gleiches Verhalten in der Musculatur vorherrscht, so würden wir bei einer caudalen Verschiebung um ein Segment erwarten, dass die ganze Sklerozonie von Myrmecophaga um ein Segment höher gerückt wäre bei Bradypus. Beachten wir, dass die Sklerozonen L_1 und L_2 bei Myrmecophaga, L_2 und L_3 von Bradypus entsprechen, so sollte die Grenzlinie zwischen L_3 und S_1 bei letzterem den gleichen Verlauf zeigen, als diejenige zwischen L_1 und L_2 bei Myrmecophaga. Das trifft nun aber nicht zu, sondern die erwähnte Linie zieht bei Bradypus nicht so weit cranialwärts. (Fig. 19 S. 89 und Fig. 21 S. 92). Gleiches gilt auch für die nächstvordere Linie; im Ganzen finden wir somit das sklerozonische Bild von Myrmecophaga um noch kein ganzes Segment höher ge-

rückt bei Bradypus, und deshalb steht auch die Iliumanlage bei letzterem nicht um ein ganzes Segment tiefer. Es liegen keine besondere Daten vor, die uns über Breitenunterschiede der Anlagen beider Species belehren. Es mögen solche, falls sie vorkommen, wohl nicht sehr gross ausfallen.

Nachdem wir im Vorhergehenden die untersuchten Marsupialier, die Monotremen und Edentaten einer besonderen Vergleichung unterzogen haben, wollen wir alle Säuger zusammen betrachten. Dabei wäre es wünschenswerth, dass wir die segmentale Breite der Iliumanlage genauer bestimmen könnten, als es thatsächlich möglich ist. Nur von den Marsupialiern, indem wir annahmen, dass die Anlage bei allen drei etwa gleich breit wäre, liess die Breite sich zwischen 4 und 3 Segmenten eingrenzen. So weit können wir es nicht mit den anderen bringen. Von den Monotremen lässt sich schlechterdings nicht mehr aussagen, als dass die Iliumanlage bei Ornithorhynchus weniger als 3 und mehr als 1 Segment breit sein muss, bei Echidna weniger als 4 und mehr als 2. Letzteres gilt auch für die Edentaten, während wir vom Kaninchen wissen, dass die Breite der Iliumanlage weniger als 3 und mehr als 1 Segment beträgt. Im Grossen und Ganzen scheint demnach die Breite bei den untersuchten Säugern um 3 bis 4 Segmente zu schwanken. Dabei erscheint das Ilium der niedersten Mammalien, der Monotremen etwas schmäler, dasjenige von Ornithorhynchus erstreckt sich nur in 3, von Echidna nur in 4 Segmente. Die Beutler zeigen dem gegenüber eine entschieden breitere Iliumanlage; eigenthümlicherweise finden wir sie aber beim Kaninchen wieder schmäler. Wie oben bemerkt (S. 94) haben wir Ursache, die erwachsene Form des Ilium vom Kaninchen als sehr primitiv zu betrachten.

Betrachten wir jetzt die Ausdehnung des Ilium von Cyclura, so finden wir dieselbe grösser als von irgend einem der untersuchten Säuger. Die Anlage erstreckt sich vom fünften Präsacralsegment bis ins erste sacrale, und liegt demnach in 6 Segmenten. Jedoch möchte ich diesem Fall keine allzugrosse Bedeutung beilegen. Es scheint mir eine Frage, ob sich Cyclura in der That so sehr von den Säugern abweichend verhält. Vergleicht man Fig. 6 S 62, so ergiebt sich, dass die beiden vordersten Sklerozonen am Ilium nur äusserst reducirt erscheinen. Sie erhalten Motivirung durch die Anwesenheit der Haftstelle der Bauchmuskeln. Kann bei den Säugern angenommen werden, (vergleich S. 68) dass die letzteren Muskeln keine primitive Beziehung zum Ilium darbieten, bei Cyclura gelingt es nicht, dies nachzuweisen. Berücksichtigen wir aber, dass die Muskelfasern selbst das Ilium nicht erreichen, sondern nur

mittelst eines aponeurotischen Sehnenblattes mit dem Knochen zusammenhängen (vergl. S. 60 dieser Arbeit), und wie leicht hier eine secundäre Ausbreitung nach hinten stattfinden könnte, längs dem Septum zwischen dorsalen und ventralen Seitenrumpfmuskeln, so scheint es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die weitere Forschung für die Saurier wohl auch eine secundäre Anheftung der ventralen Bauchmuskeln am Ilium ans Licht bringen wird.

Den Säugern als Ganzes sowohl wie Cyclura steht Cryptobranchus mit einer sehr viel schmäleren Anlage gegenüber. Denn bei letzterem finden wir das Ilium nur an der Grenze zweier Myotome, zum Theil noch in dem Myokomma zwischen denselben eingebettet. Man muss seine Breite wohl noch auf weiniger als ein Segment veranschlagen. Somit sehen wir in der Reihe der Vertebraten von den Urodelen an, einerseits nach den Reptilien hin, andererseits nach den Säugern eine grosse segmentale Ausdehnung des Ilium stattgreifen, die übrigens mit einer kräftigeren Entwicklung im definitiven Zustande verbunden ist. Denn während das erwachsene Ilium bei den Urodelen als schmale Spange erscheint, finden wir es bei den Reptilien und bei den Säugern als kräftigen, auch in der Breite stärker entfalteten Knochen.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung des Pubo-Ischium und fangen wir wiederum an mit einer Beleuchtung der verwandten Species einer Gruppe. Vergleichen wir die Marsupialier unter sich, so finden wir ganz ähnliche Verhältnisse wie beim Ilium. Schon aus der Betrachtung des sklerozonischen Bildes geht hervor, dass bei den untersuchten Formen eine verschiedene Stellung des Pubo-Ischium gegenüber der Wirbelsäule besteht, gleichwie es sich am Ilium gezeigt hat. Vergleicht man die Sklerozonie von Petrogale (Fig. 13) mit derjenigen von Cuscus (Fig. 15), so sieht man, wie die einander entsprechenden Grenzlinien zwischen L_4, L_5 und L_5, L_6 am Pubo-Ischium von Cuscus mehr cranial gefunden werden als bei Petrogale. Es kommt sogar beim ersteren noch ein neues Sklerozon am caudalen Rande hinzu, S_1. In der Verschiebung des Sklerozonensystems nach vorn liegt die Hinweisung, dass sich die Anlage bei Cuscus mehr nach hinten entwickelte, ein Verhalten, das wir in gleichem Sinne am Ilium der erwähnten Species feststellen konnten.

Das Umgekehrte lässt sich erkennen, wenn wir Phascolomys mit Petrogale vergleichen. Dabei wolle man aber wieder berücksichtigen, dass die Sklerozonen L_3, L_4, L_5, L_6 von Petrogale den Sklerozonen L_5, L_6, L_7, L_8 von Phascolomys gleichgesetzt werden müssen. Es stellt sich nun heraus, dass die Grenzlinie zwischen L_5, L_6 bei Phascolomys (Fig. 17) mehr caudal liegt, als jene zwischen L_3, L_4 bei Petrogale, und Gleiches trifft zu, wenn man

die Grenzen zwischen L_6, L_7 und L_7, L_8 bei Phascolomys resp. mit denjenigen zwischen L_4, L_5 und L_5, L_6 bei Petrogale vergleicht. Es erscheint hier bei Phascolomys das Sklerozonensystem auf dem Pubo-Ischium ebensogut nach hinten gerückt als am Ilium. Demnach muss die Anlage vom Pubo-Ischium, wie dieselbe vom Ilium, mehr nach vorn gelagert sein gegenüber der Wirbelsäule, als bei Petrogale. Wir haben keine Ursache, eine verschiedene Breite des Pubo-Ischium bei den verschiedenen Beutlern anzunehmen, und können dasjenige von Petrogale, das sich in den Segmenten pS_5—pS_1 erstreckt, als Maass auch der übrigen betrachten.

Wenden wir uns zu den Monotremen. Der Tabelle auf S. 110 zufolge finden wir die Anlage des Pubo-Ischium bei Ornithorhynchus in den Segmenten pS_5—pS_1 und bei Echidna in den Segmenten pS_6—pS_1. Hier lässt sich nun in der That beweisen, dass die Anlage von Echidna breiter sein muss. Zwar ist auch hier, wie beim Ilium, der caudale Rand etwas emporgerückt gegenüber Ornithorhynchus. Der Flexor cruris lateralis kommt bei letzterem aus pS_2, pS_1, bei Echidna aus pS_3, pS_2, pS_1, wobei aber die letzte Wurzel überaus zart ist. Der Ischio-femoralis posterior kommt bei beiden Species aus den Segmenten pS_3, pS_2. Aber bei Echidna finden wir die Fasern aus pS_2 wiederum nur in kleinerer Zahl. Wenn nun aber auch eine kleine Differenz in der Lage des Hinterrandes für beide Species nachweisbar ist, so ist doch nicht der dadurch angezeigte Unterschied für beide Species im Stande, die Erscheinungen am vorderen Pubisrande zu erklären. Schon das sklerozonische Bild lässt deutlich erkennen, wie sehr hier Echidna von Ornithorhynchus abweicht. Die Sklerozonen D_{15}, D_{16}, D_{17}, L_1, L_2 von Ornithorhynchus sind den Sklerozonen D_{15}, L_1, L_2, L_3, L_4 von Echidna gleichzusetzen. Somit ist die Grenzlinie zwischen D_{15}, D_{16} bei ersterem in segmental-anatomischer Hinsicht homolog mit derjenigen zwischen D_{15}, L_1 bei letzterem. Man wolle diese beide Linien auf den Figg. 8 und 10 einmal miteinander vergleichen und besonders beachten, wie cranial von derselben bei Ornithorhynchus nur ein schmaler Streifen als vierzehnte Dorsalsklerozone sich findet, während bei Echidna mehr als die Hälfte des ganzen Pubo-Ischium vor ihr liegt. Dass wir es hier nicht nur mit einem Emporrücken der Anlage, sondern mit einer wirklichen segmentalen Ausbreitung derselben zu thun haben, geht aus diesem Verhalten schon mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor. Diese Ausbreitung wird aber dadurch erwiesen, dass mehrere Muskeln am vorderen Theil des Pubo-Ischium bei Echidna sich um *mehr* als ein Segment höher differenziren als ihre Homologa von Ornithorhynchus. Der Hinterrand des Pubo-Ischium steht nun bei ersterem zwar ebenfalls höher

als bei letzterem, jedoch um *weniger* als ein Segment, da er sich bei beiden Species im gleichen Segment, pS_1, findet. Die nachstehende Tabelle giebt einen Ueberblick über die erwähnten Muskeln.

	Gracilis	Obturator ext.	Obtur. intermed.	Pectineus	Sartorius
Ornithorhynchus	pS_4, pS_3	pS_4, pS_3	pS_4, pS_3	pS_4	pS_4
Echidna.......	pS_6, pS_5, pS_4	pS_6, pS_5	pS_6, pS_5	pS_6, pS_5	pS_6, pS_5

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass der Vorderrand des Pubo-Ischium bei Echidna um mehr als ein ganzes Segment höher steht als bei Ornithorhynchus; mithin dass derselbe höher steht, als mit einer einfachen Verschiebung der Anlage erklärbar sei. Hier liegt in der That eine segmentale Ausbreitung vor; und jetz, bei genauer Betrachtung der ausgebildeten Form, finden wir in der mehr plumpen Gestalt des Pubis, in der mehr transversalen Stellung des Gelenkes zwischen Pubis und Marsupiale bei Echidna vielleicht auf diese Ausbreitung sich gründende Erscheinungen (Vergleich Fig. 7 und 9).

Gehen wir dazu über, die beiden untersuchten Species der Edentaten miteinander zu vergleichen. Gleich, wie in der Iliumanlage ein Höhenunterschied von weniger als einem Segment nachzuweisen war, finden wir auch wieder eine Niveaudifferenz am Pubo-Ischium. Es leuchtet aus einer Vergleichung folgender homologen Muskeln ein, dass die Pubisanlage bei Bradypus etwas mehr caudal liegt als bei Myrmecophaga.

	Gracilis	Pectineus	Obturator intermedius
Myrmecophaga.	pS_3, pS_2, pS_1	pS_3	pS_2
Bradypus......	pS_2, pS_1	pS_3, pS_2	pS_2, pS_1

Indem diese Muskeln alle in demselben Sinne sich bei Bradypus und Myrmecophaga aus verschiedenen Segmenten zusammengesetzt zeigen, kann man hier schwerlich an individuelle Variation im Ursprungsniveau einzelner Muskeln denken. Es muss die ganze Pubisanlage sein, die sich bei Bradypus caudal von derjenigen bei Myrmecophaga findet. — Die hintere Ischiumspitze von Bradypus erstreckt sich bis in S_4, während sie bei Myrmecophaga schon in S_2 ihr Ende erreicht. Auch hier liegt aber in einer gleich gerichteten Verschiebung im Niveau mehrerer Muskeln eine Hinweisung auf eine Verschiebung der ganzen Ischiumanlage.

	Ischio-femoralis post.	Flexor cruris lat.	Flexor femoralis
Myrmecophaga.	S_1	S_1, S_2	S_2, S_3
Bradypus.....	S_1, S_2	S_2, S_3	S_2, S_3, S_4

Es geht aus allen diesen Daten hervor, dass die Anlage des Gürtels, sowohl der dorsalen als der ventralen Hälfte, bei Bradypus etwas tiefer steht als bei Myrmecophaga. Man braucht auch deshalb die Thatsache, dass die Pubo-Ischiumanlage von Bradypus

sich in den Segmenten pS_3—S_4 ausdehnt, mithin um ein Segment tiefer als diejenige von Myrmecophaga in den Segmenten pS_3—S_3, noch nicht zu deuten als wirkliche Verbreiterung. Sie kann auch, und wird vermuthlich nur, durch die caudale Verschiebung hervorgerufen sein.

Ueberblicken wir jetzt die Anlage des Pubo-Ischium bei den Säugern überhaupt. Ebensowenig wie beim Ilium ist eine genaue Bestimmung der Anlagebreite hier möglich, und diese Thatsache erschwert die Vergleichung. Man kann sich jedoch des Eindrucks nicht erwehren, dass von den niederen zu den höheren Säugern eine Ausbreitung der Anlage stattfindet. Während die ventrale Gürtelhälfte sich bei Ornithorhynchus in fünf Segmente erstreckt, finden wir sie bei Marsupialiern und Edentaten regelmässig in sechs oder gar, wie bei Bradypus, in sieben Segmenten. Das Verhalten von Echidna haben wir zweifellos als secundäres zu deuten gegenüber der primitiveren, kleineren Ausdehnung bei Ornithorhynchus. Das Kaninchen bildet von der allgemeinen Regel keine Ausnahme. Denn sein Pubo-Ischium erstreckt sich in sieben Segmente. In dieser Hinsicht ist der Gegensatz zwischen Ilium und Pubo-Ischium bei demselben bemerkenswerth. Ersteres scheint eine primitive Stufe der Ausbildung erhalten zu haben, während letzteres sich fortentwickelt hat.

Von Cyclura habe ich weiter nichts anzuführen, als dass diese Species sich durch die segmentale Ausdehnung des Pubo-Ischium den Säugern anschliesst. Die Anlage erstreckt sich in sechs Segmente, von pS_5 bis in S_1 (man vergleiche dazu die Tabelle S. 110). Dadurch entfernt sich Cyclura mit den Säugern von Cryptobranchus. Die Anlage der ventralen Hälfte des Beckengürtels finden wir bei letzterem in den Segmenten pS_2—S_1 oder möglicherweise bis in S_2, somit in drei oder vier Segmenten. Wenn man berücksichtigt, dass sie jedenfalls nur sehr schwach in S_2 einragen kann, so darf man ihre Breite auf kaum drei Segmente veranschlagen und muss man sie entschieden schmäler als die Anlage von Ornithorhynchus annehmen, der wir doch unter den Säugern die kleinste Ausbreitung zuschreiben mussten. Damit ergiebt sich zwischen Cryptobranchus einerseits, Cyclura und den Säugern andererseits ein ähnlicher Gegensatz, als wir beim Ilium fanden. Auch hier erscheint, zwar nicht in dem Maasse, aber doch unverkennbar, die segmentale Breite der Anlage des Pubo-Ischium bei den höheren Formen grösser als bei den Urodelen.

Bisher haben wir das Ilium und das Pubo-Ischium getrennt für sich betrachtet und konnten bei beiden in vieler Hinsicht parallel verlaufende Erscheinungen feststellen. Jetzt müssen wir sie auch

untereinander vergleichen. In erster Linie lenke ich die Aufmerksamkeit auf die Thatsache, dass in allen Fällen die Iliumanlage schmäler ist als diejenige des Pubo-Ischium. Nur Cyclura bildet in dieser Hinsicht eine Ausnahme, indem sich beide Hälften des Gürtels hier in die gleichen Segmente erstrecken. Doch soll man, mit Hinblick auf das oben (S. 114) für das Ilium dieser Form Gesagte, diese Angabe mit Vorsicht entgegentreten. Deshalb glaube ich auch, sie an dieser Stelle einstweilen unberücksichtigt lassen zu können. — Die kleinste Ausbreitung des Ilium finden wir in zwei Segmenten, die grösste in fünf Segmenten (unter Vernachlässigung von Cyclura). Dahingegen erstreckt sich die schmalste Anlage der ventralen Gürtelhälfte in drei oder vier Segmente, die breiteste in sieben. Daraus ergiebt sich, dass die Grenzwerthe für das Pubo-Ischium grösser sind als für das Ilium; aber auch für jede einzelne Species erscheint das erstere ausgedehnter als letzteres. Der Breitenunterschied fällt aber bei den verschiedenen Formen verschieden gross aus. Er ist ansehnlich bei Cryptobranchus und bei den höheren Formen um etwas kleiner. Deshalb musste auch die segmentale Vergrösserung des Pubo-Ischium der höheren Wirbelthiere gegenüber Cryptobranchus relativ kleiner sein als diejenige des Ilium, wie schon oben bemerkt wurde. Nur das Kaninchen macht hier eine Ausnahme. Während das Ilium hier drei Segmente in Anspruch nimmt, erstreckt sich das Pubo-Ischium in sieben Segmente.

Neben der Frage nach der Gesammtbreite bietet eine Vergleichung des Anlageniveaus der beiden Hälften des Beckengürtels Interesse. Wir wollen mit den Säugern anfangen, namentlich mit den jetzt in segmental-anatomischer Hinsicht als meist primitiv erkannten Monotremen. Vergleicht man ihre craniale Grenze des Ilium mit derjenigen des Pubo-Ischium, so stellt sich heraus, dass letztere sowohl bei Ornithorhynchus als bei Echidna in einem nächsthöheren Segmente steht als erstere. Umgekehrt finden wir das caudale Ende des Ilium bei beiden Species in pS_2, dasjenige des Pubo-Ischium in pS_1, mithin steht letzteres etwa um ein Segment tiefer. Der ventrale Abschnitt des Gürtels ragt demnach sowohl nach vorn als nach hinten über den dorsalen hinaus. Auch in diesem Verhalten schliessen sich die Monotremen an Cryptobranchus an, entfernen sich aber von den höheren Säugern. Denn unter Berücksichtigung der Thatsache, dass das Darmbein von Cryptobranchus nur an der Grenze der Segmente pS_1, S_1 gefunden wird, während das Pubo-Ischium sich vielleicht von pS_2—S_2 ausdehnt oder doch eine gute Strecke in S_1 liegt, muss man erkennen, dass Ilium und Pubo-Ischium hier eine ähnliche Lage gegen einander einnehmen, als sie es bei den Monotremen thun. Auch hier reicht letzteres in

cranialer und in caudaler Richtung weiter als die Iliumanlage.

Wenden wir uns zu den Beutlern. Ich will hier erstens auf den Umstand aufmerksam machen, dass am Ilium und am Pubo-Ischium sich bei den untersuchten Marsupialiern Höhendifferenzen im gleichen Sinne nachweisen lassen. Mithin haben wir es hier mit Verschiebungen des ganzen Gürtels zu thun. Eine Vergleichung der Wurzeln des Peroneus und Tibialis wird sogar erkennen lassen, wie auch die distalen Abschnitte der Extremität die gleichen Unterschiede aufweisen. Bei Phascolomys gehen Unterschenkel und Fuss aus den Segmenten pS_3—pS_1 hervor und nehmen damit gegenüber den beiden anderen Species, wo die betreffenden Theile aus pS_2—S_1 stammen, die gleiche Lage ein wie der Beckengürtel. Aber auch Petrogale und Cuscus sind verschieden, obwohl die distalen Abschnitte ihrer Gliedmaassen aus den gleichen Segmenten herrühren. Dies kommt deutlich zum Ausdruck an den Wurzeln des Peroneus. Der Nerv geht bei Petrogale aus pS_2, pS_1 hervor; bei Cuscus kommt aber noch ein schwaches Bündel aus S_1 hinzu. Es lässt sich diese Thatsache im Hinblick auf die Erscheinungen am Gürtel wohl nur so deuten, dass auch Unterschenkel und Fuss bei Cuscus sich in einem etwas tieferen Niveau gegenüber der Wirbelsäule differenziren. Zeigen sich somit bei den untersuchten Beutlern Niveaudifferenzen in der Anlage des Beckengürtels sowohl als der distalen Extremitätenabschnitte, und zwar für alle Theile in vollkommen gleichem Sinne, so müssen wir schliessen, dass es sich hier um Unterschiede in der Anlagenhöhe der ganzen Gliedmaasse handelt. Von individuellen Variationen in segmentaler Breite wird hier nichts bemerklich. Es lassen sich alle Erscheinungen durch Verschiebungen einer congruenten Anlage gegenüber der Wirbelsäule erklären. Diese Thatsache warnt vor übereilten Schlüssen auf segmental-anatomische Differenzen bei verwandten Species.

Betrachten wir jetzt, wie sich das Niveau des Ilium gegenüber demjenigen des Pubo-Ischium verhält. Eben weil wir erkannten, wie übereinstimmend sich die verschiedenen untersuchten Marsupialier verhalten, wollen wir die Thatsachen nur für Cuscus näher besprechen. Die Tabelle auf S. 110 zeigt sie für die beiden anderen Species. Das Ilium von Cuscus erstreckt sich in die Segmente pS_3—S_1, die Pubo-Ischium-Anlage in die Segmente pS_5—S_1. Daher reicht der craniale Rand der letzteren um zwei Segmente höher als derjenige des Ilium, während der caudale Rand von beiden in dasselbe Segment ragt. Vergleicht man diese Angaben mit denjenigen der Monotremen, so scheint einerseits die Pubo-Ischium-Anlage über eine grössere Strecke cranialwärts vom Ilium hinaus-zu-ragen als bei jenen. Dahingegen erscheint der Hinterrand der Iliumanlage

im Gegensatz zu derjenigen von Ornithorhynchus und Echidna nicht nur in demselben Segment gelagert wie derjenige des Pubo-Ischium, sondern wird sogar wahrscheinlich caudalwärts über ihn hinausragen, wie aus dem Verhalten von Petrogale hervorgeht. (Vergl. Tabelle S. 110). Es wurde oben dargethan, dass sowohl die ventrale als die dorsale Hälfte des Gürtels bei Marsupialiern sich gegenüber den Monotremen ausgebreitet hat. Jene Ausbreitung erfolgte aber für beide Abschnitte nicht in der gleichen Richtung. Während der ventrale Theil sich besonders nach vorn hin ausdehnte und in der Weise das Ilium mehr hinter sich liess, erfuhr letzteres eben an seinem caudalen Rande neuen Anwuchs. Sein caudaler Rand, der bei den Monotremen sich noch im nächsthöheren Segmente des Pubo-Ischiumrandes findet, reicht bei den Marsupialiern sogar tiefer als das Pubo-Ischium.

Wiederum andere Verhältnisse begegnen uns bei den Edentaten. Die beiden untersuchten Species verhalten sich auch hier gänzlich übereinstimmend. Der vordere Rand der Iliumanlage von Bradypus steht im nächst tieferen Segment des Pubo-Ischium-Randes. Bei Myrmecophaga finden sich beide Ränder zwar in demselben Segment, doch lässt sich mit Hinblick auf die congruent verlaufenden, oben besprochenen Erscheinungen bei beiden Species mit Recht erwarten, dass auch bei Myrmecophaga der Iliumrand etwas unterhalb des Niveaus des Pubisrandes steht. Bei beiden Species finden wir aber die caudale Grenze der Ischiumanlage um zwei Segmente tiefer als jene des Ilium. Gegenüber den Monotremen erscheint die Niveaudifferenz am cranialen Rande vielleicht etwas ausgeglichen, dieselbe am caudalen Rande viel stärker ausgeprägt. Betrachten wir die Verhältnisse der Monotremen als den Ausgangszustand, so scheint dieser bei Beutlern und Edentaten in fast entgegengesetzter Weise eine Ausbildung zu erfahren. Während doch bei ersteren das Pubo-Ischium nach vorn, das Ilium nach hinten anwächst, finden wir dem gegenüber bei Edentaten das Pubo-Ischium einen starken Anwuchs in caudaler Richtung erhalten, das Ilium aber wohl nach vorn eine Vergrösserung erleiden.

Beim Kaninchen erhält sich, wie gesagt, das Ilium auf primitiver Stufe. Wir ersehen nun aus der Tabelle, wie sein cranialer Rand zwei Segmente tiefer als derjenige des Pubo-Ischium, sein caudaler Rand zwei Segmente höher als derjenige des Pubo-Ischium steht. Lepus hält mithin die Mitte zwischen Marsupialiern und Edentaten, indem der ventrale Abschnitt des Gürtels sowohl cranialwärts als caudalwärts sich ausbreitet.

Ueberblicken wir jetzt die Ergebnisse der obigen vergleichenden Betrachtung, so scheinen mir zwei Punkte als besonders wichtig

hervorgehoben werden zu müssen. *Erstens* die Thatsache, dass bei verwandten Species einer Gruppe segmental-anatomische Differenzen in Ausdehnung und gegenseitiger Lagerung von Ilium und Pubo-Ischum nicht immer nachweisbar sind. (Man vergleiche das über Marsupialier und Edendaten Gesagte.) — *Zweitens* muss betont werden, dass solche Differenzen zwischen entfernten Gruppen sehr klar zum Ausdruck kommen. Eine gewisse Regelmässigkeit ist aber in diesen Erscheinungen nicht zu verkennen, und zwar fanden wir vom urodelen Amphibium, Cryptobranchus an, sowohl nach den Reptilien als nach den Säugern hin eine ausgesprochene Vermehrung der Segmentzahl, in die sich ventrale und dorsale Hälfte des Beckengürtels erstrecken. Eine solche Vermehrung macht sich auch im Grossen und Ganzen bemerklich in dem Maasse, als man von niederen his zu höheren Säugern emporschreitet. Diese Thatsache erscheint um so mehr beachtenswerth, wenn man sie vergleicht mit den Verhältnissen an den distalen Extremitätenabschnitten. Ich habe die Wurzeln des Tibialis und Peroneus bei den untersuchten Formen bestimmt, ohne eine Trennung der sensibelen und motorischen Elemente in denselben vorzunehmen. Es handelt sich hier deshalb um ziemlich rohe Angaben. Doch muss es in hohem Maasse befremden, wenigstens mit Hinblick auf die Verhältnisse am Beckengürtel, dass die distalen Extremitätenabschnitte ihre Nerven sowohl bei Cryptobranchus als bei Cyclura und den Marsupialiern, sogar auch bei Lepus immer wieder aus *drei* Wurzeln beziehen. Nur die Monotremen und Edentaten verhalten sich abweichend, und lassen eine grössere Nervenzahl in ihre distalen Abschnitte der hinteren Gliedmaassen eintreten. Wenn man aber einerseits berücksichtigt, dass die grössere Entfaltung bei den Monotremen namentlich an dem Eintritt von Femoralisfasern in die Unterschenkel-musculatur verknüpft ist, und eine zweifellos secundäre Erscheinung darstellt, gleich wie eine Innervation von Unterschenkelmuskeln aus prozonalen Nerven, so viel ich weiss, bei keiner anderen Form nachgewiesen wurde [1]); wenn man andererseits der Thatsache Rechnung trägt, dass bei Myrmecophaga die vierte, bei Bradypus die vierte und fünfte Wurzel nur sehr schwach sind, und möglicherweise in Hautnerven übertreten, so scheint die Dreizahl der Wurzeln, oder doch wenigstens ein etwa gleich breites

---

[1]) Nur bei Vögeln wird von Gadow (15) in Bronn's Klassen und Ordnungen ein Ast des Cruralis erwähnt, der zwar vorwiegend Hautnerv ist und an der Innenfläche des Unterschenkels herabläuft. Daneben sollen aber auch Aeste zum Periost der Innenfläche des Caput tibiae und dem Lig. laterale internum, zum Periost des Condylus internus femoris, und bisweilen zum oberen Theil des Caput internum M. gastrocnemii gelangen.

segmentales Ursprungsniveau für die distalen Abschnitte der hinteren Extremität eine allgemeine Erscheinung von den Urodelen bis zu den Reptilien und den Säugern. Dieser Satz, wenn er sich durch weitere Beobachtungen bestätigen liess, muss aber auf das motorische Gebiet eingeschränkt bleiben. Denn bekanntlich sind prozonale Nerven zur Haut des Unterschenkels und Fusses bei Säugern constant, und kommen solche auch bei Urodelen und Reptilien vor. Diese Zweige habe ich hier mit Vorsatz nicht berücksichtigt.

Die besonders von Paterson ausgesprochene Behauptung, dass die Extremitäten bei allen Formen aus einer fast gleichen Zahl von Spinalnerven innervirt werden sollten, mithin aus einer gleichen Zahl von Segmenten stammten, kann nach Obenstehendem nicht ohne Weiteres für die Gliedmaasse als Ganzes angenommen werden. Paterson (28, p. 620) schloss aus seinen Untersuchungen an Mammalien, dass ungefähr fünf Spinalnerven in jeden Extremitätenplexus eintreten, und erblickte darin eine Stütze für die Hypothese Goodsir's, nach der die Gliedmaassen sich aus fünf Segmenten aufbauen sollten. Was den proximalen Abschnitt der Extremität angeht, so fand ich nach Obenstehendem namentlich in der segmentalen Ausdehnung des Beckengürtels, keine Übereinstimmung, sondern wichtige Differenzen zwischen den verschiedenen untersuchten Vertebratengruppen. Demgegenüber muss ich die Möglichkeit einer gleich breiten Anlage der distalen Abschnitte der Gliedmaassen hervorheben. Jedenfalls scheint in dieser Hinsicht zwischen proximalen und distalen Theilen der Extremität keine Uebereinstimmung vorzuliegen.

Wenden wir uns jetzt zur Vergleichung der *Verlaufsrichtung* der Sklerozonen. Es kann hier wiederum nur von Hauptsachen die Rede sein. Es kommt darauf an, zu sehen, ob eine allgemeine Richtung in dem Sklerozonenverlauf zu erkennen ist, und ob, wenn dem so sei, die verschiedenen Gruppen sich in dieser Hinsicht übereinstimmend verhalten oder nicht.

In der That zeigt das sklerozonische Bild aller Säuger ein typisches Merkmal in der Verlaufsrichtung der Sklerozonen; und damit entfernen die Mammalien sich sowohl von Cyclura als von Cryptobranchus. Man überblicke einmal die Figg. 8, 10, 13, 15, 17, 19, 21, 23 und man wird immer den schrägen Verlauf der Sklerozonen statuiren können. Dieselben ziehen von dorsal und cranial nach ventral und caudal. Zwar kann man auch unter den Säugern einen verschiedenen Grad der Ausbildung dieser Schrägsteilung des Sklerozonensystems erkennen. Die Monotremen zeigen sie am wenigsten entwickelt, und unter ihnen Ornithorhynchus wiederum schwächer

als Echidna. Doch leuchtet auch für Ornithorhynchus ein grosser Unterschied mit Cyclura unmittelbar ein, wenn man Fig. 6 vergleicht. Bei dem Saurier verlaufen die Grenzlinien zwischen den Sklerozonen der Hauptsache nach rechtwinkelig zur Körperaxe. Ihm gegenüber erscheint das Sklerozonensystem der Säuger als um eine transversale Axe gedreht, indem ihr dorsaler Theil nach vorn, ihr ventraler Theil nach hinten rückte.

Ein allgemeiner Typus in der Verlaufsrichtung der Sklerozonen von Cryptobranchus ist schwerlich zu bestimmen. Es ist uns nur eine Grenzlinie über eine grössere Strecke genau gegeben, nämlich diejenige zwischen pS_1 : S (vergl. Fig. 4). Dieselbe hat geradezu die umgekehrte Richtung als bei den Säugern. Sie zieht von vorn und ventral nach hinten und dorsal. Diese Linie kann aber nur verstanden werden in Zusammenhang mit den anderen Segmentgrenzen im Bereiche des Rumpfes. Wenn man die Bauchwand von der Innenseite betrachtet, so erblickt man die Myokommata deutlich an der Grenze jeder zwei Muskelsegmente. An der Wirbelsäule gehen sie von den Intervertebralverbindungen aus, ziehen dann anfangs geschlängelt nach hinten, um von den Seiten des Rumpfes wieder gegen die ventrale Mittellinie cranialwärts emporzusteigen. Eben diesen Verlauf zeigt auch die Grenze zwischen den Segmenten pS_1 und S, ob sie zwar nur theilweise vom Myokomma gegeben, theilweise aber aus der metameren Herkunft der Muskeln abgeleitet wurde. Denn das Myokomma zwischen pS_1 und S entspringt an der Wirbelsäule zwischen erstem präsacralem und dem sacralen Wirbel, zieht dann mit der Sacralrippe verbunden caudalwärts, um über das Ilium wieder cranialwärts ansteigend zu verlaufen. Dieser Verlauf wird dann, wie wir schon oben betont haben, von der construirten Grenze zwischen pS_1 und S ununterbrochen fortgesetzt. Es grenzen sich somit die Myotome, die sich am Beckengürtel heften, in ähnlicher Weise gegen einander ab, als es die Myotome der Rumpfwand thun. Jene Vorgänge, die sich am Rumpfe während des Wachsthums geltend machen, und eine Umänderung der primitiven Lagerungsverhältnisse der Myotome herbeiführen, greifen in ähnlicher Weise in den Bereich der Gliedmaasse ein. Hierin spricht sich die bei Cryptobranchus im Allgemeinen weniger scharfe Sonderung der Extremität vom Rumpfe aus.

Ein gleiches Verhalten, als wir bei den untersuchten Säugern in der Verlaufsrichtung der Sklerozonen gefunden haben, wurde von Bolk schon am menschlichen Beckengürtel erkannt (2). Er statuirte einen Lagenunterschied zwischen dem von ihm reconstuirten embryonalen Beckengürtel und dem definitiven. „Die Längsaxe des typischen Fötalbeckens verläuft in dorso-ventraler, diejenige des

postembryonalen Skelettheiles in cranio-caudaler Richtung." Bolk schloss aus dieser Thatsache, dass eine Rotation des menschlichen Beckengürtels stattgefunden hatte während der Ontogenie, „und zwar um einen festen, dorsal gelegenen Punkt, welcher durch die Articulatio sacro-iliaca gegeben ist". In gleicher Weise müssen wir aus den genannten sklerozonischen Daten auf eine Rotation des Gürtels bei den untersuchten Säugern schliessen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass die primitive Lagerung der Myotome gegenüber der Wirbelsäule eine nahezu senkrechte ist; wenn wir demnach die Anheftungsflächen jener Myotome am Beckengürtel später schräg zur Wirbelsäule verlaufen sehen, so muss eine Rotation um eine transversale Axe neue Verhältnisse herbeigeführt haben. Wir können weiterhin aus dem Fehlen der schrägen Verlaufsrichtung bei Cryptobranchus und Cyclura schliessen, dass bei diesen Formen eine solche Drehung nicht vorkommt, und dass demnach in derselben für die Säuger ein typisches Merkmal gegeben ist.

Zu einem ähnlichen Ergebniss war man übrigens schon früher durch die Vergleichung der Hüftbeinstellung im erwachsenen Zustande gekommen. Gegenbaur (16) und nach ihm Huxley (21) haben auf Grund der verschiedenen gegenseitigen Lage von Hüftgelenkpfanne und Ileo-sacral-Verbindung bei Säugern und Reptilien, und auf Grund der Richtung der Längsaxe des Ilium geschlossen, dass der Beckengürtel der Säuger gegenüber demjenigen der Reptilien eine Rotation erlitten hatte. In neuester Zeit wurde von Neuhäuser die Frage wieder geprüft (27). Er kam einerseits durch Untersuchung der erwachsenen Formen zu dem gleichen Ergebniss als frühere Autoren, andererseits wurde von ihm für Embryonen mehrerer Säuger in der That eine Drehung des Beckengürtels nachgewiesen. Es ändert sich allmählich die Richtung der Iliumaxe. Von einer ursprünglich etwa senkrecht zur Wirbelsäule stehende, nimmt sie eine schräge Stellung an bei älteren Embryonen, bis das definitive Verhalten erreicht ist. Die Untersuchungen Neuhäuser's, indem sie einen schon von Bolk postulirten ontogenetischen Vorgang thatsächlich nachweisen, sind für uns auch dadurch wichtig, dass sie den heuristischen Werth des Princips der Sklerozonie klar hervortreten lassen.

Es fragt sich, wie man den Unterschied zwischen Säugern einerseits und niederen Wirbelthieren andererseits erklären soll. Neuhäuser bemerkt dazu Folgendes (S. 228): „Die Ursache dieser Drehung ist in der Aenderung zu suchen, welche die Extremitätenstellung im Laufe der Stammesgeschichte erfahren hat. Bei den Reptilien nämlich stehen die Extremitäten seitwärts vom Körper ab, etwa wie die Ruder eines Bootes; bei den Säugethieren hin-

gegen sind dieselben mehr adducirt, sie stützen den Körper wie Pfeiler, insbesondere verläuft bei ihnen die Längsaxe des Femur fast parallel mit der Medianebene. Die Art der Unterstützung der Hüftgelenkpfanne durch den Oberschenkel und damit der Grad der Einwirkung der Rumpflast auf die Stellung des Os ilium ist also bei den Säugethieren anders wie bei den Reptilien." Damit ist nun allerdings mehr eine Umschreibung der Thatsachen, als eine wirkliche Erklärung gegeben. Es scheint mir aber von Neuhäuser ein wichtiges Moment unberücksichtigt geblieben. In der That liegt in der von ihm genannten Extremitätenstellung bei den Mammalien keine für diese ohne Ausnahme zutreffende Erscheinung vor. Bei den Monotremen steht, ganz wie er es für Reptilien betont, der Oberschenkel noch seitwärts vom Körper ab und ist nicht adducirt. Dennoch zeigen auch die Monotremen eine Rotation des Beckengürtels. Letztere ist vielmehr eine Theilerscheinung der Drehung der Gliedmaassen überhaupt. Ich werde später bei der Betrachtung der Sklerozonie des Femur darthun, wie eine eigentliche Rotation der hinteren Gliedmaassen für Cryptobranchus und Cyclura nur in den distalen Abschnitten besteht. Dem gegenüber bleibt bei diesen niederen Vierfüsslern der Oberschenkel der Hauptsache nach in primitiver Stellung erhalten. Die dorsale Fläche der Muskeln bleibt namentlich im proximalen Theil des Oberschenkels dorsalwärts, die ursprünglich ventrale Fläche ventralwärts schauen. Erst bei den Säugern werden auch die proximalsten Abschnitte von der Drehung ergriffen. Und indem der Oberschenkelknochen um seine Axe rotirt, die Insertion der dorsalen Musculatur damit cranialwärts, diejenige der ventralen Musculatur caudalwärts sich wendet, müssen selbstverständlich auch die Ursprünge jener Muskeln vom Beckengürtel eine ähnliche Verschiebung erleiden. Die dorsale Hälfte desselben muss demnach cranialwärts, die ventrale Hälfte caudalwärts rücken, was durch die Rotation um eine transversale Axe erreicht wird.

Die hier vertheidigte Auffassung giebt uns auch die Drehungsaxe an der Hand. Wenn die Rotation des Gürtels einfach Theilerscheinung einer solchen des ganzen Oberschenkels ist, so ist auch die Axe, um die sie stattfindet, eben die Rotationsaxe des ganzen Oberschenkels, i. e. die Längsaxe des Femur. Der Beckengürtel dreht sich somit nicht um die Articulatio sacro-iliaca, sondern um eine transversale Axe durch das Acetabulum. Auch von Neuhäuser, der die Drehungsaxe in der Art. sacro-iliaca sucht, is kein einziger Beweis erbracht worden, dass sie daselbst in der That gefunden wird. Ich werde gleich nachweisen, dass die Ileo-Vertebralverbindung sich während der Ontogenese nicht dauernd erhalten kann; sie stellt keinen festen Punkt dar, um den der ganze Gürtel

rotiren konnte. Dem gegenüber muss in der Hüftgelenkpfanne die Stelle gesucht werden, an der die Rotationsaxe der ganzen Gliedmaasse den Gürtel trifft, und die demnach auch als fester Punkt für die Drehung des letzteren zu betrachten ist.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Zahl und die Verlaufsrichtung der Sklerozonen betrachtet haben, wollen wir jetzt die *Art* derselben näher ins Auge fassen. Ein Blick auf die Tabelle S. 110 zeigt unmittelbar, wie sehr verschieden sich die untersuchten Formen in dieser Hinsicht verhalten. Denn abgesehen von der absoluten Zahl, die durch die Länge jeder Linie dargestellt wird, finden wir auch in der Lage der Linien gegenüber dem ersten Sacralwirbel erhebliche Unterschiede. Die verwandten Species einer Ordnung haben wir nun oben schon in dieser Hinsicht einer Vergleichung unterworfen. Wir haben gefunden, dass es sich bei jenen um Lageunterschiede der Extremitätenanlage gegenüber der Wirbelsäule handelte, ähnlich wie sie als individuelle Variation von Eisler beim Menschen so überaus schön nachgewiesen wurde (11). Diese Niveaudifferenzen sind aber klein, wenigstens gegenüber dem ersten Sacralwirbel, der hier als fester Vergleichungspunkt dient. Vorausgesetzt, dass bei jenen verwandten Formen der erste Sacralwirbel die gleiche Höhe in der Wirbelreihe einnimmt, zeigen diese Formen auch nur kleine Differenzen gegenüber der Wirbelsäule überhaupt. Letzteres kann nun gewiss nicht von entfernten Gruppen behauptet werden. Ich habe in dieser Hinsicht keine Vergleichung angestellt, aber es sind von mehreren Autoren in den verschiedensten Wirbelthiergruppen Unterschiede dieser Art nachgewiesen worden. Eine andere Thatsache erregt hier unsere Aufmerksamkeit, nämlich nicht die Lage des Beckengürtels gegenüber der Wirbelsäule überhaupt, sondern gegenüber dem ersten Sacralwirbel.

Vergleicht man den Theil des Gürtels, der von präsacralen Sklerozonen eingenommen wird, mit demjenigen, dessen Aussenfläche von sacralen Sklerozonen bedeckt wird, so zeigen die verschiedenen Vertebraten nach der Tabelle sehr wechselndes Verhalten. In dieser Thatsache spricht sich aber ein Lagerungsverhältniss aus. Denn jene Sklerozonen werden nur daselbst gefunden, wenn die Gürtelanlage einmal in den entsprechenden Segmenten lagerte. Andererseits müssen wir im ersten Sacralsegmente doch auch die Anlage des späteren ersten Sacralwirbels suchen. In dieser Weise können wir somit aus der Tabelle die primitive Lage des Beckengürtels zu jenen Wirbeln entnehmen, die nachher als Sacralwirbel erscheinen. Gehen wir von Cryptobranchus aus, so finden wir bei ihm den präsacralen Theil kaum grösser als den sacralen; dies gilt für beide Hälften des

Gürtels. Demgegenüber zeigt Cyclura ganz andere Verhältnisse. Allerdings erstreckt sich die Anlage der beiden Hälften des Beckengürtels noch zur Höhe des ersten Sacralwirbels, aber der weitaus grösste Theil beider findet sich cranial von demselben. Ein der Hauptsache nach gleiches Verhalten bieten unter den Säugern die Monotremen und die Marsupialier, nur mit dem Unterschied, dass bei ersteren Ilium und Pubo-Ischium ursprünglich gänzlich cranial vom ersten Sacralwirbel liegen, und sich gar nicht mehr im Bereich desselben erstrecken.

Die Edentaten und das Kaninchen hingegen scheinen sich mehr dem Verhalten von Cryptobranchus zu nähern. Eine Betrachtung der Tabelle ergiebt deutlich, dass bei ihnen der sacrale Theil des Gürtels dem präsacralen gegenüber wiederum ansehnlich ist. Er kann letzteren am Pubo-Ischium sogar übertreffen, wie bei Bradypus.

Somit finden wir zwischen Cryptobranchus, Edentaten und Lepus einerseits, Cyclura, den Monotremen und Marsupialiern andererseits einen Unterschied in der gegenseitigen Lagerung von Gürtelanlage und Sacrum. Bei ersteren erstreckt sich die Gürtelanlage etwa mit einer Hälfte noch im Bereich sacraler Segmente, während sie sich bei letzteren ganz oder doch grösstentheils in präsacralen Segmenten ausdehnt. Da wir nun, abgesehen von der schon oben besprochenen Rotation, im erwachsenen Zustande doch keine so tiefgreifende Differenzen in der gegenseitigen Lage zwischen Gürtel und Sacrum entdecken können bei den untersuchten Formen, so müssen wir schliessen, dass bei jenen, die ihre Gliedmaasse aus vorwiegend präsacralen Segmenten hervorgehen lassen, während der Ontogenese eine caudale Verschiebung der Anlage stattfindet.

Damit wir diese Verschiebung einer genauen Prüfung unterwerfen können, habe ich in untenstehender Tabelle die primitive Lagerung der Facies articularis ilii neben der definitiven gestellt. Es blieb nur Cryptobranchus unberücksichtigt, da ich schon oben betonte dass wir allen Grund haben, die Beziehung des Ilium zur Sacralrippe bei dieser Form als primär zu betrachten. Bei allen übrigen Formen, auch bei Edentaten und Lepus, werden wir jedoch eine Verschiebung statuiren können. In der Tabelle sind für jedes Thier zwei Spalten gelassen. In der ersten derselben findet man die Angabe der Segmente, in denen die Facies articularis sich ursprünglich gefunden hat. Sie wurden bestimmt, indem ich die Zahl der Sklerozonen erforschte, die an der lateralen Iliumfläche mit der Ausbreitung der Gelenkfläche an der Innenseite, oder mit der Synostose correspondirten. Die zweite Spalte enthält die Sacralwirbel, an denen sich das Darmbein im erwachsenen Zustande anlehnt. Dazu

muss ich bemerken, dass ich bei den Monotremen nur die ventrale Ileo Sacralverbindung berücksichtigt habe, da nur diese jener der anderen Säuger homolog gesetzt werden kann.

In dieser Tabelle kommt die Verschiebung der Ileo-sacral-Verbindung überaus klar zum Ausdruck. Uebrigens erkennt man hier eine ähnliche Erscheinung, als wir oben schon aus der Tabelle auf S. 110 ableiten konnten: nicht bei allen Formen stellt sich der Lagewechsel als ein gleich grosser heraus. Ebenso als wir für Edentaten und Lepus die Gürtelanlage noch zum guten Theil im Bereich sacraler Segmente fanden, so zeigen jene Formen auch jetzt nur eine kleine Verschiebung. Was aber nicht aus der Tabelle S. 110 zu ersehen war, ist die Existenz einer Umlagerung doch auch bei ihnen. In dieser Hinsicht kommt somit ein Gegensatz zwischen Cryptobranchus und allen übrigen, höheren untersuchten Species zu Tage. Bei ersterem erhält das Ilium eine Verbindung mit der Wirbelsäule an der Stelle seiner primitiven Lagerung. Bei den höheren Formen erleidet der hintere Gliedmaassengürtel gegenüber der Wirbelsäule eine Verschiebung caudalwärts, und schliesst sich erst nachher an derselben an. Auch hierin erscheint die Gliedmaasse bei höheren Wirbelthieren selbständiger gegenüber dem Rumpfe als bei Cryptobranchus.

Tabelle zur Erörterung der embryonalen Verschiebung des Ilium. Von jedem Thiere sind in der ersten Spalte angedeutet die Sklerozonen, welche die Facies articularis bestreichen, in der zweiten die Wirbel mit dem das Ilium definitiv in Verbindung tritt.

Cyclura		Ornithorhynchus		Echidna		Petrogale		Cuscus		Phascolomys		Myrmecophaga		Bradypus		Lepus	
pS_2	—	D_{16}	—	D_{15}	—	L_3	—	L_4	—	L_5	—	D_x	—	L_2	—	L_7	—
pS_1	—	D_{17}	—	L_1	—	L_4	—	L_5	—	L_6	—	L_1	—	L_3	—	S_1	S_1
—	S_1	L_1	—	L_2	—	L_5	—	L_6	—	L_7	—	L_2	—	S_1	S_1	—	—
—	S_2	—	—	L_3	—	L_6	—	S_1	S_1	L_8	—	S_1	S_1	S_2	S_2	—	—
—	—	—	S_1	—	—	S_1	S_1	—	S_2	—	S_1	—	S_2	—	S_3	—	—
—	—	—	S_2	—	S_1	—	S_2	—	—	—	S_2	—	S_3	—	—	—	—
—	—	—	—	—	S_2	—	—	—	—	—	—	—	S_4	—	—	—	—
—	—	—	—	—	S_3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Solche Verschiebungen der Gliedmaassenanlage sind bereits von mehreren Autoren behauptet worden. Paterson hat auf Verschiebungen in caudaler Richtung aufmerksam gemacht (29), Eisler setzt solche für beide Gliedmaassen der höheren Formen voraus (12),

Bolk hat auf eine caudale Umlagerung der Schultergürtelanlage beim Menschen geschlossen (6). In neuester Zeit wurde sie von Bardeen und Lewis an menschlichen Embryonen thatsächlich nachgewiesen. Sie bemerken für die hintere Extremität folgendes (1, S. 14): „The base of the leg-bud is at first opposite the 1st to 5th lumbar and the 1st sacral myotomes. Gradually the base extends so as to include the region opposite the second and third sacral myotomes and the upper extremity of the base ceases to extend over the region of the first lumbar segment. As adult condition is approached, the leg assumes a much more caudal position." Uebrigens vergleiche man hierzu auch die Figg. 161 und 162 in Kollmann's Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte (1898), welche nach Petersen die Wanderung caudalwärts (sowie die Rotation) des Beckengürtels bei menschlichen Embryonen darthun. Diese Beobachtungen sind somit in Widerspruch mit der bekannten Behauptung Rosenberg's.

Es fragt sich, womit die Erscheinung zusammenhängt. Mit Recht sagt Eisler (12, S. 50), dass sie „als rein functionelle Anpassung aufzufassen ist und mit der phylogenetischen Verschiebung der Extremitäten längs der Wirbelsäule natürlich nichts zu schaffen hat". Bei den höheren Formen findet während der Ontogenese eine distale Umlagerung der Eingeweide statt. Dieser Vorgang ruft eine Verlängerung des Rumpfes ausserhalb seiner ursprünglich metameren Ausdehnung hervor. Damit rückt auch der Beckengürtel und mit ihm die hintere Extremität schwanzwärts, um den sich entwickelnden Tractus intestinalis Raum zu schaffen. Wie denn der Gürtel eben dadurch neue Beziehungen zu der Schwanzmusculatur erhalten kann, habe ich schon oben gezeigt.

Wie schon bemerkt, ist die Annahme einer ontogenetischen caudalen Wanderung der Gürtelanlage nicht mit den Angaben Rosenberg's im Einklang. Derselbe hat nicht nur aus der Vergleichung der Wirbelsäulen der Anthropoiden auf ein phylogenetisches Emporrücken des Beckengürtels geschlossen, sondern er folgerte aus seinen Untersuchungen an menschlichen Embryonen, dass sich jener Vorgang in der Ontogenese wiederholte. Wenn nun auch die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Primaten in der Phylogenese völlig sicher gestellt ist (man vergleiche auch die Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes von G. Ruge), so braucht dieselbe sich dennoch nicht zu wiederholen in der Ontogenie Eine genaue Betrachtung der von Rosenberg beschriebenen Thatsachen lässt in der That bezweifeln, ob die von ihm daraus gefolgerten Schlüsse vollständig begründet sind. Rosenberg konnte nachweisen, dass der 25. Wirbel ursprünglich letzter Lumbalwirbel ist, und erst später

im Sacrum assimilirt wird, sowie an der hinteren Sacralgrenze sich Wirbel ablösen und Caudalwirbel werden. Indes ist damit nichts für die Wanderung der Gürtels gegeben. In dieser Hinsicht beschreibt Rosenberg an dem jüngsten von ihm betrachteten Embryo das Ilium in Verbindung mit dem 26. und 27. Wirbel. Der beigefügte Holzschnitt lässt aber erkennen, wie schon auf dieser Stufe das Ilium zur Höhe des 25. Wirbels liegt, wenn schon nicht mit demselben verbunden, während nur ein Theil des Processus lateralis des 27. Wirbels die Gürtelanlage trägt. Von einer älteren Stufe heisst es (S. 111): „Das Ilium ist am Sacrum weiter proximalwärts gerückt, es berührt dasselbe nur an beschränkter Stelle, die dem proximalen Theil des vom 27. Wirbel zur Pars lateralis gelieferten Antheils entspricht." Und die weiteren Verhältnisse werden mit folgenden Worten geschildert (S. 112): „Mit dem Uebertritt des 25. Wirbels ins Sacrum leitet sich auch darin eine Formumgestaltung ein, dass die ventral am meisten vorspringende Partie der Pars lat., die früher vom 26. und 27. Wirbel gebildet wurde, jetzt vom 25. und 26. getragen wird; demgemäss ist auch die distale Grenze der Berührungsfläche des Ilium aus dem Bereich des 27. Wirbels in den des 26. verlegt worden". Zwei Umstände scheinen dafür einzutreten, dass wir es in dem beschriebenen Verhalten nicht mit einer Verschiebung des Gürtels zu thun haben. Zunächst die Lage des Ilium schon auf frühere Entwicklung im Niveau des 25. Wirbels; sodann die ausserordentlich kleinen Schwankungen der distalen Grenze, die in dem Maasse auch als individuelle Variation gefunden werden, und demnach nicht ohne Weiteres als Altersunterschied gedeutet werden können. In der That ist auch beim Erwachsenen das Ilium noch oft mit dem 27. Wirbel in Berührung.

Wenn demnach die Rosenberg'schen Ergebnisse auch hohes Interesse beanspruchen, so haben sie doch nicht den Nachweis einer proximalen Verschiebung des Gürtels in der Ontogenese geliefert. Dem gegenüber muss eine Verschiebung in caudaler Richtung sowohl durch segmental-anatomische Ueberlegung, wie durch die ontogenetische Forschung als sicher gestellt betrachtet werden.

Diese Verschiebung haben wir bei den untersuchten Formen nicht im gleichen Maasse ausgeprägt gefunden. Besonders bei Edentaten und Lepus war sie klein. Es kommen nun verschiedene Momente in Betracht, die jene Differenzen erklären.

Für die Edentaten muss ich auf den Umstand aufmerksam machen, dass bei ihnen vermuthlich präsacrale Wirbel assimilirt werden im definitiven Sacrum. Ich kann an dieser Stelle das nicht näher darthun, möchte nur bemerken, dass während das Ilium bei den Marsupialiern

mit dem ersten und meistens nur mit einem kleinen Theil des zweiten Sacralwirbels verbunden ist, wir dasselbe bei Myrmecophaga mit vier, bei Bradypus mit drei solcher Wirbel verbunden finden. Allerdings hat sich hier die Ileo-sacral-Verbindung auch nach hinten ausgedehnt. Jedoch scheint eine Aufnahme von letzten Lumbalwirbeln ins Sacrum hier ebenfalls eine Rolle zu spielen, und haben wir hier ein Beispiel jenes Vorgangs, der von Gegenbaur in seiner vergleichenden Anatomie erwähnt wird, ohne dass er Näheres darüber angiebt (18, S. 259): „Der letzte Lumbalwirbel kann durch Verbindung mit dem Darmbein in das Sacrum hereingezogen werden". Der erste Sacralwirbel der Edentaten würde somit nicht demjenigen von Monotremen und Marsupialiern homolog zu setzen sein. Demnach scheint die Anlage des Gürtels sich zwar in sacralen Segmenten zu finden, die aber nicht ohne Weiteres mit den sacralen von anderen Formen verglichen werden können. Sie scheint zwar gegenüber dem ersten Sacralwirbel eine kleine Verschiebung erlitten zu haben, aber dieser Wirbel wäre bei anderen Formen noch nicht ein sacraler, sondern ein präsacraler Wirbel. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse reihen sich die Edentaten wohl in den anderen Formen mit beträchtlicher Verschiebung ein.

Anders verhält es sich wohl mit Lepus. Denn im Gegensatz zu den Edentaten ist hier nur ein einziger Sacralwirbel mit dem Ilium verbunden. In diesem Umstand spricht sich demnach eine primitive Stufe der Ileo-Sacralverbindung aus, ähnlich wie sie uns bei den Marsupialiern begegnet. Von einer Assimilation präsacraler Wirbel ins Sacrum kann hier die Rede nicht sein. Hier, für das Kaninchen, müssen wir uns nach einem anderen Erklärungsgrund umsehen. — Betrachtet man nun die Tabelle auf S. 129, so geht aus einer Vergleichung der Monotremen, Marsupialiern und Lepus hervor, dass die caudale Verschiebung bei ersteren am grössten ist, dass sie bei Marsupialiern schon kleiner, bei Lepus aber am kleinsten ausfällt. Aehnliches kommt auch, obwohl nicht so klar, in der Tabelle S. 110 zu Tage. Mir scheint, dass wir diese Thatsachen mit gewissen Unterschieden im Bau der Wirbelsäule bei den genannten Formen zu verbinden haben. Bei den Monotremen erweist sich die Höhe der Wirbelkörper in der Lumbalregion nahezu gleich gross, als jene in der Sacral- in der hinteren Thoracal- und in der vorderen Schwanzregion. Es sind hier nur unerhebliche Differenzen zu verzeichnen, mithin hat sich in allen diesen Theilen des Körpers ein etwa gleich starkes Wachsthum der Wirbel in cranio-caudaler Richtung hervorgethan. Bei den Marsupialiern finden wir aber schon ein Verhalten angebahnt, das in viel höherem Maasse für Lepus Geltung hat: die Höhe, namentlich der letzten, Lumbalwirbel, übertrifft diejenige

der Sacralwirbel. sowohl als jene der hinteren Brustwirbel. Es erscheint damit das cranio-caudale Wachsthum in der Lumbalregion der Wirbelsäule bei Marsupialiern relativ stärker als in den angrenzenden Regionen, während ähnliches für Lepus, nur noch in stärkerer Ausprägung zutrifft. Es leuchtet ein, dass derartige Vorgänge ebenfalls eine caudale Verlängerung des Rumpfes hervorrufen, mithin dass sie, wo sie existieren, die Verschiebung des Beckengürtels zum Theil überflüssig machen. — Wir gelangen demnach zu dem Schluss, dass bei den untersuchten Marsupialiern und beim Kaninchen zwei Momente eingreifen, die eine Verlängerung des Rumpfes erzeugen: zunächst die caudale Verschiebung des Beckengürtels, sodann ein erhöhtes Wachsthum in der Lumbalregion der Wirbelsäule.

Wo letzteres in hohem Maasse der Fall ist, wie bei Lepus, dort kann die Verschiebung des Gürtels zurück treten; wo es fehlt, wie bei den Monotremen, dort stellt sich die Verschiebung um so grösser heraus.

Verzeichniss der citirten Litteratur.

1. Bardeen and Lewis, Development of the Limbs, Body-Wall and Back in Man. The American Journ. of Anat. Vol. I. n°. 1. 1901.
2. Louis Bolk, Beziehungen zwischen Skelet, Musculatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel. Morph. Jahrb. Bd. XXI. 1894.
3. — Die Sklerozonie des Humerus. Ebenda Bd. XXIII.
4. — Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. II. Ebenda Bd. XXVI. 1898.
5. — Die Segmentaldifferenzirung etc. III. Ebenda Bd. XXVII. 1899.
6. — Die Segmentaldifferenzirung etc. IV. Ebenda Bd. XXVIII. 1899.
7. Hermann Braus, Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoërn. Jen. Zeitschr f. Naturwiss. Bd. XXXI. 1898.
8. — Beiträge zur Entwicklung der Musculatur und des peripheren Nerven systems der Selachier. II. Theil. Die paarigen Gliedmaassen. Morph. Jahrb. Bd. XXVII. 1899.
9. — Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Jen. Denkschr. IV. 1900.
10. G. Cuvier, Recherches sur les Ossemens fossiles. Tome cinquième. 1823.
11. P. Eisler, Der Plexus lumbo-sacralis des Menschen. Abh. der Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. XVII. 1892.
12. — Die Homologie der Extremitäten. Abh. der Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. XIX. 1895.
13. W. H. Flower, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Leipzig 1888.
14. H. Gadow, Beiträge zur Myologie der hintern Extremität der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1882.
15. — In Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Aves, Bd. VI Abth. IV. 1888

16. C. Gegenbaur, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. VI.
17. — Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Bd. I. 1895.
18. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. I. Leipzig 1898.
19. C. K. Hoffmann, Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. für Zool. Bd. III. 1876/77.
20. G. B. Howes, On the Mammalian Pelvis. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVII. 1893.
21. Huxley, On the Characters of the Pelvis in the Mammalia. Proc. Roy. Soc. Lond. Vol. XXVIII. 1879.
22. Hermann Klaatsch, Die Brustflosse der Crossopterygier. Festschrift für Gegenbaur. 1896.
23. W. Krause, Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.
24. W. Leche, In Bronn's Klassen und Ordnungen, Mammalia. Bd. VI Abth. V. 1884.
25. J. F. Meckel. Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae 1826.
26. S. Mollier. Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere II. Anat. Hefte Bd. V. H. III. 1895.
27. Hugo Neuhäuser, Beiträge zur Lehre vom Descensus der Keimdrüsen. I. Theil: Die Beckendrehung. Zeitschr. f. Morph. und Anthr. Bd. III 1901.
28. A. M. Paterson, The limb plexusses of Mammals. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXI. 1887.
29. — On the position of the Mammalian Limb. Ebenda Vol. XXIII.
30. Carl Rabl, Theorie des Mesoderms. II. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1893.
31. Emil Rosenberg, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und des centralen Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.
32. R. Wiedersheim, Das Gliedmaassenskelet der Wirbelthiere Jena 1892.

BEITRÄGE ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER TELEOSTIER.

I. Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Muraenoiden.

von

Dr. J. BOEKE,
Amsterdam.

(Mit Tafel 2 und 3 und 18 Figuren im Text.)

A. *Einleitung. Entwicklung der äusseren Körperform.*

Das Material zur vorliegenden Abhandlung wurde neben anderen pelagischen Teleostier-Eiern während der Sommermonaten 1900 und 1901 gelegentlich eines Aufenthaltes in der Zoölogischen Station zu Neapel gesammelt.

Ursprünglich zu Orientirungsstudien bestimmt, schienen doch die *Muraenoiden*-Eier durch die grosse Deutlichkeit, womit verschiedene Entwickelungsprozesse hier zur Anschauung gebracht werden können, zu weiteren Studien mehr geeignet zu sein als die anderen pelagischen Fischeier, welche zu gleicher Zeit im Golfe von Neapel aufgefunden wurden. Ich werde mich dann auch im Folgenden fast ganz auf sie beschränken.

Nur die ersten Stadien bis zur kritischen Periode sind berücksichtigt worden; erstens weil es mir mehr darum zu thun war, an geeignetem Materiale verschiedene allgemeine Fragen aus der frühesten Entwicklungsgeschichte der pelagischen Teleostier-Eier zu studieren als einen Beitrag zur speziellen Entwicklungsgeschichte der *Muraenoiden* zu liefern, zweitens weil es mir nur in vereinzelten Fällen gelang, die „Vorlarven" [1]) nach dem Verlust des Dotters weiter aufzuziehen.

Da aber, wie man sehen wird, die Entwicklung in mancher Hinsicht von der der übrigen Teleostiern abweicht und noch manche primitive Charaktere aufweist, wird sich die Abhandlung doch spezieller gestalten, als erst meine Absicht war.

---

[1]) Da man doch unter „Larven der Muraenoiden" nur die *Leptocephali* versteht, scheint mir dieser schon von Grassi angewandte Namen dazu geeignet, die eben ausgeschlüpften Thierchen bis zum Verlust des Dotters in ihrem Namen von den Larven, den Leptocephali, zu unterscheiden.

Bei der Beschreibung der Arten habe ich die provisorische Eintheilung von Raffaele (64*a* [1]) gefolgt. *Muraena* N⁰. 1 entspricht seiner *Spec. 6* u. s. w. Man vergleiche das auf Seite 147 und 148 gesagte.

Zu welchen Muraenoiden-Arten die verschiedenen Eier gehören, ist zur Zeit noch nicht fest zu stellen. Die Vorlarven sind, als der Dotter eben resorbiert ist, ungefähr 1 bis 1,5 cM. lang. Sie haben zwar schon den Habitus der Leptocephali, sind aber noch zu wenig entwickelt und einander zu sehr gleich, um sie mit bestimmten Leptocephali identificiren zu können [2]). Von Zwischenstadien zwischen den ältesten Vorlarven und den Leptocephali habe ich nur zwei Exemplare gesehen, welche Dr. Lo Bianco mir einmal zeigte, und die in grosser Tiefe mit dem Plankton-netze gefangen waren. Sie waren etwas länger und der Rumpf war in dorso-ventraler Richtung schon viel höher als der Kopf; sie sahen schon vollkommen aus wie kleine Leptocephali, waren aber ebensowenig wie die jüngeren Exemplare als Vorstadien einer *bestimmten* Leptocephalus-art zu erkennen.

Nach den glänzenden Untersuchungen Grassi's kann man die berechtigte Hoffnung hegen, das innerhalb nicht zu langer Zeit die verschiedenen Leptocephali mit bestimmten Muraenoiden und vielleicht auch mit bestimmten Eiern und Vorlarven identifiziert werden können. Jeder Versuch dazu ohne die genaue Kenntniss der im Mittelmeer einheimischen Muraenoiden und ihrer Metamorphose, wie sie nur ein jahrenlanges Studium geben kann, würde verfehlt sein.

Leider ist das Material sehr selten und obwohl ich von den weniger seltenen Arten Eier in genügender Anzahl erhielt, um die Entwickelung bis zur kritischen Periode Schritt vor Schritt verfolgen zu können, so konnte ich von den selteneren Arten nur wenige Exemplare sammeln. Nun ist aber erstens durch die glas-

---

[1]) Die Ziffer verweisen nach der Litteraturaufgabe am Ende der Arbeit.

[2]) Man konnte versuchen, durch Vergleichung der Zahl der Abdominalsegmente oder aller Segmente (des Rumpfes nnd des Schwanzes zusammen) der Vorlarven mit denen der Leptocephali die Arten zu bestimmen. Nun werden aber erstens wahrscheinlich am Schwanzende bei den ältesten Vorlarven noch immer neue Segmente gebildet und sind die schon gebildeten so gedrungen, dass man sie nicht zahlen kann, und zweitens scheint es fraglich ob sich die Zahl der Abdominalsegmente in dem langen Zeitraum zwischen den ältesten Vorlarven und den jüngsten bekannten Leptocephali constant erhält und der Anus nicht secundär seine Stelle ändert. Durch die Untersuchungen von Agassiz (1*a*). Ihering (33) und Raffaele (64 b. d.) weiss man dass bei verschiedenen Fischen sich postembryonal die Zahl der Abdominalsegmente nicht unerheblich ändern kann Schon bei den Vorlarven weist diese Zahl wahrscheinlich grosse individuelle Variationen auf (verg. Seite 148). Bevor man die Zwischenstadien in genügender Anzahl aufgefunden hat, wird man hierüber zu keiner Entscheidung kommen können.

helle Durchsichtigkeit der Eier die Entwickelung an demselben lebenden Ei mit grosser Klarheit zu verfolgen, und sind zweitens die Entwickelungsvorgänge der meisten Spezies in den frühesten Perioden einander fast völlig gleich, so dass aus dem einen Cyclus die Zwischenstadien der anderen mit Leichtigkeit eingefüllt werden konnten.

Im Ganzen konnte ich doch mehrere Hundert Embryonen sammeln.

Die Eier wurden (nach Sumner 78*d*) in Sublimat-Eisessig (5°/₀) oder in Zenkerscher Flüssigkeit kurze Zeit fixiert, sofort in Formol (10°/₀) gebracht, und nach einigen Stunden mit Alcohol von 30°/₀, 40°/₀ u. s. w. weiter behandelt, und durch Chloroform in Paraffin eingeschlossen. Der Dotter behält dabei eine vorzügliche Konsistenz [1]) und braucht nicht abpraepariert oder vorher fortgepinselt zu werden. Dadurch kann man die Embryonen ganz intact und in situ belassen, was ein nicht geringer Vortheil ist. Die Methode rührt, wie ich der Publication Sumner's entnehme, von Dr. Child her.

Fixiert man längere Zeit in Sublimat-Eisessig, so werden zwar die Contouren der äusseren Form des Embryos schärfer ausgeprägt, aber das Ei schrümpft etwas. Nach obiger Methode behandelt, erhält man die Eier ohne jede Schrümpfung und histologisch vorzüglich erhalten.

Die Eier und Larven wurden in Schnittserien von 5—6 μ Dicke zerlegt und mit Haemalaun, Haematein I A (nach Apáthy) oder Eisenhaematoxylin (nach Heidenhain) mit oder ohne Nachfärbung mit Eosin gefärbt.

Während des Schneidens wurde das eingebettete Ei, falls Querschnitte des Embryos angefertigt wurden, gedreht um Schnitte zu erlangen, die immer quer zur Längenachse des Embryos orientiert waren.

Manchmal wurde auch die eine Hälfte des Eies bis zum Medianschnitt in Längsschnitte zerlegt, und die andere Hälfte zu Querschnitten verarbeitet. Falls man nur richtig orientiert hat, gelingt dies ziemlich leicht, und giebt besonders für das Studium der Entwickelung des Kopfes sehr instructive Bilder.

Es sei mir hier gestattet, den Herrn Behörden der Zoologischen Station für ihr immer freundschaftliches Entgegenkommen meinen herzlichen Dank auszusprechen und ebenso der Niederländischen

---

[1]) Das gilt besonders für pelagische Eier. Der Dotter der Salmoniden wird auch bei dieser Behandlungsweise steinhart. Der Dotter der Eier von Gobius capito (nicht pelagisch) war noch schneidbar.



Regierung, welche mir zweimal einen mehrmonatlichen Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel ermöglichte.

Wenckebach (80*a*) war der erste, der die Eier der *Muraenoiden* im Plankton des Golfes auffand, jedoch nur in vereinzelten Exemplaren und ohne zu wissen, von welchen Teleostiern sie stammten. Obwohl er sie nur oberflächlich beschreibt, geht doch aus seinen Angaben und aus der Abbildung [1]) die er von einem Ei giebt, mit Bestimmtheit hervor, dass er Muraenoiden-Eier vor sich hatte [2]).

In 1888 beschrieb Raffaele (64*a*) in seiner bekannten Arbeit über die pelagischen Fischeier im Golfe von Neapel fünf Arten dieser Eier [3]) und stellte die Hypothese auf, dass sie den *Muraenoiden* zuzurechnen seien. Diese Hypothese wurde in 1893 und in 1896 von Grassi und Calandruccio (30 *b*, *c*, *d*) gelegentlich ihrer Untersuchungen über die Metamorphose der Leptocephali bestätigt, ohne dass sie jedoch die Embryonen weiter untersuchten. Sie theilten dabei mit, dass sie auch im Golfe von Messina derartige Eier aufgefunden hatten, und dass sie im Tiefseeplankton einige Zwischenstadien zwischen den Leptocephali und den aus den Eiern zu züchtenden Vorlarven aufgefunden hatten, die jeden Zweifel an die Richtigkeit der Hypothese Raffaele's aufhoben.

Auch Facciolà bestätigte diese Hypothese (22*d*) und beschrieb in einer seiner Arbeiten [4]) in 1897 in kurzen Zügen eine aus diesen Eiern gezüchtete 8 Tage alte Vorlarve von 1 cM. Länge.

In 1897 benützte Williamson (81 *b*. *c*) neben andern pelagischen Teleostier-eiern auch diese, um die Dottercirculation und die Respirationsverhältnisse des Embryos im Ei zu studieren.

Mc. Intosh and Mastermann (54) geben gute Abbildungen von einigen älteren Embryonen, besonders um die Entwickelung des Kiefers und die eigenthümliche Bezähnung zu zeigen. Dass diese Eier den Muraenoiden zugehören, scheint ihnen jedoch noch fraglich.

In 1900 besprach Sumner (78*d*) in einer schönen Arbeit über die Kupffer'sche Blase, von der später noch öfters die Rede sein

---

[1]) l. c. Tafel XVI Fig. 6.

[2]) Eigenmann (20) hat entschieden Unrecht als er die von Wenckebach beschriebenen Eier als Stolephorus-Eier bezeichnet.

[3]) l. c. Pag. 69—74, Tabelle auf Seite 80.

[4]) Die Arbeiten von Facciolà (22*a*—*d*) waren mir trotz wiederholter Bemühung nicht alle zugänglich. In den mir zugänglichen Arbeiten war, ausgenommen die oben erwähnte kurze Beschreibung, nur von den Leptocephali und ihrer Metamorphose die Rede.

wird, die Bilder, welche ihm einige Muraenoiden-Eier gewährt hatten, welche er im Jahre 1899 in Neapel sammelte.

Weitere Angaben über die ersten Entwicklungsvorgänge (denn nur diese werden hier berücksichtigt) bei den uns hier beschäftigenden Eiern sind mir nicht bekannt [1]). An geeigneter Stelle werden diese hier erwähnten Arbeiten noch weitere Berücksichtigung finden.

Die Eier der *Muraenoiden* sind grosse wasserklare Eier. Sie sind vollkommen durchsichtig, schweben einzeln im Wasser und werden von August bis November [2]) vereinzelt im oberflächlichen und im Tiefsee-Plankton des Golfes von Neapel [3]) aufgefunden. Wahrscheinlich werden sie in grosser Tiefe gelegt und befruchtet, und gelangen nur durch Strömungen an die Oberfläche. In August sind sie noch sehr selten, und auch in September und in der ersten Hälfte Oktobers, als sie häufiger sind, bleibt ihre Anzahl noch immer eine sehr geringe.

Sie sind unter allen pelagischen Teleostier-Eiern sofort zu erkennen durch ihre *Grösse* (die Dottersphäre hat einen Durchmesser von 0,9—1,6 m.M.) den *grossen perivitellinen Raum* [4]) (die ganze Eikapsel hat einen Durchmesser von 2 bis 3,5 m.M.), durch die *glatte glashelle Eikapsel ohne Porien* und durch *die vesicolare Beschaffenheit des Dotters.*

Die Eikapsel lässt bisweilen unter dem Mikroskop eine sehr feine Strichelung mit zwei sich kreuzenden Liniensystemen erkennen, die vielleicht den irredescierenden Glanz bedingt, den die gespannte Eikapsel im Wasser aufweist.

Bei einigen Spezies (vergl. die Tabelle auf S. 149) ist innerhalb der äusseren ziemlich resistenten Kapsel noch eine zarte Membran vorhanden, welche durch Filamente mit der äusseren Kapsel verbunden ist.

---

[1]) Als diese Arbeit schon eingereicht war, erhielt ich durch die Freundlichkeit des Verfassers einen Aufsatz von C. H. Eigenmann (Bull. U. S. Fish Comm. 1901) in welchem der Verfasser berichtet, dass er Eier, welche genau der Beschreibung Raffaele's entsprachen, auch im Plankton des Meeres in der Nachbarschaft von Woods Hole auffand. Nach seiner Beschreibung waren es Eier der Mur. N°. 1 (Spec. 6 Raffaele) wenn auch etwas grösser. [Januar 12. 1903.]

[2]) Nach Raffaele. Ich habe nur in der ersten Hälfte Oktobers noch Material erhalten. Während der letzten Hälfte dieses Monats darf man jedenfalls nur auf sehr spärliches Material rechnen.

[3]) Bis jetzt sind diese Eier niemals ausserhalb des Mittelländischen Meeres aufgefunden worden. [Ausgenommen der Fund Eigenmann's. Anm. während des Druckes.]

[4]) Die Eier von Drepanopsetta platessoides Fabr, welche sich ebenso durch Grösse der Dottersphäre und weiten perivitellinen Raum auszeichnen (Cunningham (18c), Heincke und Ehrenbaum (34), sind durch den homogenen Dotter, die Abwesenheit von Oeltropfen im Dotter und die Form der Larven sofort von den Muraenoiden-Eiern zu unterscheiden.



Bei den meisten Spezies sind im Dotter immer ein oder mehrere Oeltropfen vorhanden, die bei den verschiedenen Arten in karakteristischer Gruppirung und Anzahl auftreten. Sie liegen immer an der Aussenseite des Dotters in einer dünnen Schichte des Periblastes eingebettet.

Der diagnostische Wert dieser Oeltropfen im Dotter der pelagischen Fischeier ist besonders von Agassiz und Whitman (16) und von Wenckebach (80*a*) betont worden. Zwar ist die Zahl, wie u. a. schon von Agassiz und Whitman hervorgehoben wird, für dieselbe Art nicht immer constant, aber meistens liegen die Variationsgrenzen der einen Art ausserhalb derjenigen der anderen Arten. Bei den Muraenoiden ist das immer der Fall, und ist ausserdem die Gruppirung der einzelnen Oeltropfen im Dotter für die verschiedenen Arten so karakteristisch, dass sie sichere diagnostische Schlüsse erlaubt.

Als die Eier Morgens früh gefischt werden, sind sie bisweilen noch in dem Stadium der noch nicht invaginierten Blastodermkuppe. Sie zeigen dann das Bild der Fig. 1 Tafel 2. Auf dem runden Dotter sitzt eine ziemlich spitze, conische Blastodermmasse, die eine sehr geräumige Furchungshöhle umschliesst. Der Oeltropfen nimmt in diesem Stadium genau den der Blastodermkuppe entgegengesetzten Eipol ein. Sind mehrere Oeltropfen vorhanden, so liegen sie entweder zusammen am vegetativen Eipole, oder sie sind ziemlich gleichmässig im Dotterperiblast zerstreut (Muraena N°. 2, N°. 3).

Meistens aber hat der Prozess der Invagination schon angefangen, und ist mehr oder weniger weit vorgeschritten. Der Oeltropfen hat sich dann mehr dem, dem Embryonalschilde entgegengesetzten Rande des Umwachsungsringes genähert.

Furchungsstadien habe ich ebensowenig wie Raffaele je gesehen.

Die Umwachsung des Dotters geht am ersten Tage schnell vor sich. Wie gewöhnlich bei den Teleostiern, wird auch hier die Bildung des Embryonalschildes eingeleitet durch die Abflachung und Ausbreitung des Blastodermes und die Concentration der Zellen nach der Seite des späteren sich jetzt schon kennbar machenden Embryonalschildes hin. Dann bildet sich die auch bei den übrigen Teleostiern bekannte Schwanzknospe, die jedoch hier eine verhältnissmässig geringe und individuell wechselnde Ausbildung erlangt. Unterhalb der Schwanzknospe bildet sich die von Sumner (78*d*) als Prostomalverdickung beschriebene Proliferation der Deckschicht [1]).

Eigenthümlich ist bei dieser Umwachsung die schon von Raf-

---

[1]) Wie ich beweisen zu können hoffe, gehört diese Zellengruppe nicht der Deckschicht im engeren Sinne zu.

faele beobachtete starke Einschnürung des Dotters durch den Blastodermring, als der Blastodermrand nahezu den Aequator des Eies erreicht hat. Auch später noch ragt der Dotter als eine Kuppe aus dem sich verengernden Blastodermring hervor. Diese Erscheinung kommt aber nicht allen Arten zu. Am meisten tritt sie bei Muraena N⁰. 1 (Fig. 3 Tafel 2) hervor, bei Mur. N⁰. 2 und Mur. N⁰. 7 (Fig. 4 Tafel 2) fehlt sie gänzlich.

Bei Serranus atrarius hat Wilson (83) die Lage des Oeltropfens im Dotter dazu benützt, um die Richtung, in welche sich der Blastodermrand während der Dotterumwachsung vorschiebt, fest zu stellen. Er nahm dabei an, dass der Oeltropfen im Dotter eine constante Lage einnimmt. Später ist von Eigenmann die Richtigkeit dieser Annahme angezweifelt worden, wie ich glaube, mit Unrecht.

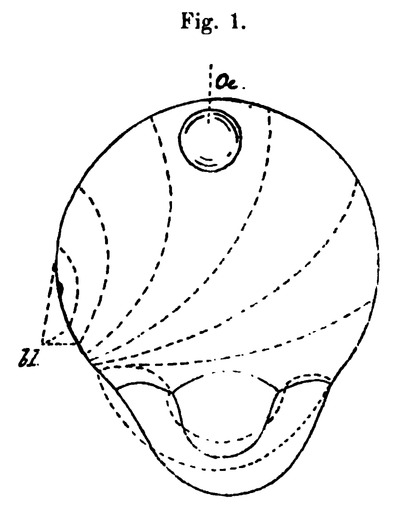
Bei den uns hier beschäftigenden Eiern der Muraenoiden sind, wie ich oben sagte, ein oder mehrere Oeltropfen im Dotter vorhanden. Bei Mur. N⁰. 2 sind sie in ziemlich regelmässiger Anordnung über die Peripherie des Dotters unter dem Periblast zerstreut. Diese regelmässige Anordnung wird nun beibehalten, so lange der Dotter seine annähernd kugelige Gestalt behält. Der Abstand zwischen den einzelnen Oeltropfen bleibt während der Umwachsung genau derselbe. Auch wenn zwei oder drei Oeltropfen vorhanden sind, ist dasselbe zu constatiren. Auch die weiter unten näher zu beschreibende Structur des Dotters und des Dottersyncytiums macht es unwahrscheinlich, dass die Oeltropfen ihre Lage wechseln. Nimmt man nun an, dass man z. B. den einzigen Oeltropfen bei Muraena N⁰. 1 als einen festen Punkt betrachten darf, so kann man für ein einziges lebendiges Ei, oder, die constante Lage der Oeltropfen am vegetativen Eipole während des Stadiums vor der Invagination in Betracht gezogen, an verschiedenen Eiern in auf einander folgenden Umwachsungsstadien die Richtung der Umwachsung feststellen.

Man kommt dabei zu demselben Resultat wie Wilson (83) [1], viz. dass das hintere Ende des Embryos sich nur wenig verschiebt, und das vordere Ende sich um den Dotter herumbiegt (Tekstfig. 1) und, wenn auch viel langsamer, den um den Dotter herumwachsenden ventralen Blastodermrand folgt. Erst viel später, als der Blastoporus sich schliesst, wird das caudale Ende des Embryos wieder etwas weiter vorgeschoben, bis sich der Schwanz vom Dotter abhebt (Tekstfig. 2). Alsdann ändert der Dotter seine Gestalt, wird oval und später birnförmig, und es werden andere Verhältnisse eingeleitet.

[1]) c. f. Oellacher (58), Kowalewski (46).

Am Ende des ersten oder Anfang des zweiten Tages schliesst sich der Blastoporus. Dabei konnte Raffaele die Communication der sich jetzt bildenden Kupffer'schen Blase mit der Aussenwelt beobachten, die später mehr eingehend von Sumner beschrieben wurde. Der hintere Theil des Embryos ist, ausgenommen die ziemlich starke Caudalanschwellung, jetzt noch flach, der vordere Theil hat sich schon vom Dotter erhoben und zeigt sich als eine ziemlich hohe Leiste auf dem Dotter. Dass hier nicht, wie bei den meisten Teleostiern, der Embryo ganz flach und in dem Dotter eingesenkt bleibt, wird wohl mit dem grossen perivitellinen Raum zusammenhangen, wodurch dem Embryo die Gelegenheit gegeben ist, sich in dem ganz freien Raum zu entwickeln. Auch macht sich hier schon der spätere bandartige dorsoventral verlängerte Bau der Larve kenntlich.

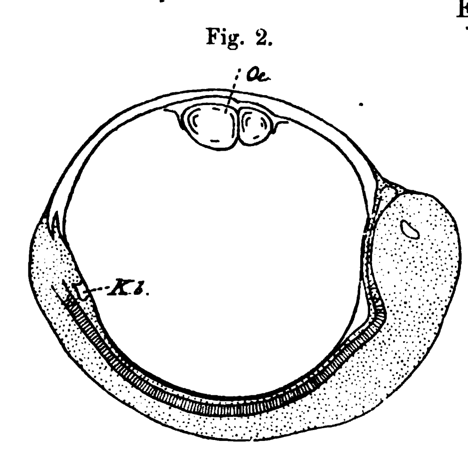
Fig. 1.



Schematische Darstellung der Dotterumwachsung an einem Eie von Muraena N°. 1.
Oe = Oeltropfen.
Bl = Blastoporus.

Es haben sich jetzt schon die ersten Urwirbel am Hinterende des späteren Nachhirns gebildet. Ganz vorn im Kopfe fängt das Gehirn sich seitlich zu den Augenblasen auszubuchten an. Im Kopftheil ist das Gehirn fast überall vom Ectoderm getrennt; im Rumpfe noch nicht. Diese Verhältnisse sind aber sehr wechselnd. Gleich wie bei den Salmoniden erfolgt auch hier der Blastoporusschluss nicht immer in demselben Stadium der Ausbildung des Embryos. Diese Angaben haben daher nur einen beschränkten Wert.

Fig. 2.



Ei von Muraena N°. 1 nach Schluss des Blastoporus. Medianschnitt.
K. b. = Kupffer'sche Blase.

Im Laufe des zweiten Tages bilden sich die Augenblasen als zwei

abgeflachte und nach hinten gewendete Blasen an den Seiten des Kopfes. Die Ohrblase bildet sich als ein Theil der Seitenlinie-anlage, und die Linse wird sichtbar. Das Entoderm fängt sich zu falten an und erhebt sich seitlich zur Bildung der Kiemenspalte. Die Ohrblase liegt jetzt etwas nach hinten von der Kiemenspalte. Die Muskelsegmentbildung schreitet bis ans hintere Ende des Rumpfes vor. Die Anlage des Herzens wird sichtbar.

Am Ende des zweiten Tages wird eine sehr eigenthümliche blasige locale Erweiterung des Darmkanales sichtbar (Figg. 5—9 b. s. Tafel 2), die schon von Raffaele beschrieben und „*Borsa stomacale*" genannt wurde. Die morphologische Bedeutung [1]) konnte er nicht feststellen. Sie stand nach seiner Ansicht nicht mit der Aussenwelt in Communication und war mit einer Flüssigkeit gefüllt, welche die Blase gespannt hielt. Williamson (81*c*) nennt sie „oesophogeal pouch", und beschreibt sie als mit der Aussenseite des Embryos in Verbindung stehend. Was die Funktion anbetrifft, so meint er, dass sie dazu diene, die Arbeit des Herzens zu erleichtern durch Verkleinerung des Strömungsgebietes, und dass ihr wahrscheinlich auch eine respiratorische Funktion zukommt: „this pouch thus lessens the area upon which the heart has to act, and therefore increases the efficiency of the heart in the work of disintegrating the periblast. It probably also subserves a respiratory function" (l. c. Pag. 212).

Besonders das letzte scheint mir richtig. Die Borsa stomacale (denn es ist eine richtige Erweiterung des *Magens*, nicht des *Oesophagus*) dient nur für die Respiration. Mittelst einer ganz zweckmässig eingerichteten Flimmerbewegung im Oesophagus bewegt sich durch die Kiemenspalten ein fortwährender Strom Wasser aus dem perivitellinen Raum durch die Magenerweiterung. Durch, wie mir scheint und wie ich weiter unten noch eingehender beweisen werde, *activer* Contraction der Wand kann die Blase plötzlich zusammengepresst werden, und sich langsam wieder füllen. Wie aus den Figuren ersichtlich, erreicht sie eine enorme Grösse und drängt den Dottersack ganz nach hinten. Sie erreicht individuell und nach den verschiedenen Spezies sehr verschieden grosse Dimensionen Den Exemplaren der Mur. N⁰. 6 und 8, die ich studieren konnte, fehlte sie gänzlich.

Am dritten Tage fängt das Herz zu pulsieren an. Die Magenerweiterung dehnt sich stark aus, so dass der Dottersack ganz nach

[1]) Wie Herr Raffaele mir mündlich mittheilte, hielt er diese Bildung für einen hydrostatischen Apparat, wodurch der Embryo im Stande war, seine Lage im Wasser zu regulieren. Durch den Nachweis der immer offenen Communication der Blase mit dem perivitellinen Raum wird diese Hypothese hinfällig.



hinten gedrängt wird, und eine birnförmige [1]) Gestalt annimmt (Fig. 7, Fig. 9 Tafel 2). Der Dottersackperiblast wird dabei zu feinen Fortsätzen ausgezogen. Theilweise stellen diese Fortsätze Verbindungen des Periblastes mit dem Entoderm vorne im Kopfe vor, und werden bei weiterem Herabdrängen des Dottersackes zu äusserst feinen Fädchen ausgezogen. Theilweise sind es aber mehr oder weniger conische, mit einem freien oft knopfförmigen Ende versehene Erhebungen des Periblastes. Oft kann man sehen, wie diese Protuberanzen in das Lumen des Herzens hineingezogen werden, und wie sich dann bisweilen das Ende loslöst und in die Blutbahn übergeht (c. f. Williamson l. c.).

Gehirn und Rückenmark haben im Laufe des dritten Tages ein Lumen erhalten, der Schwanz hebt sich vom Dotter ab, es bilden sich Leber und Wolffsche Gänge. Die Seitenlinie hat sich bis ans Ende der Magenerweiterung ausgedehnt und streckt sich im Laufe des vierten Tages bis nahezu ans Hinterende des Rumpfes weiter vor.

Das Gehirn hat sich jetzt (Anfang des vierten Tages) in Vor-, Mittel- und Hinterhirn gegliedert, der vierte Ventrikel fängt an sich blasig zu erweitern, es bilden sich die Querfalten des späteren Cerebellums.

Bisweilen schlüpfen die Embryonen schon am Ende des vierten Tages aus dem Ei, meistens aber geschieht das am fünften, bei kaltem Wetter sogar am sechsten Tage. Es sind dann langgestreckte glashelle Larven ohne Mund-, ohne Afteröffnung. Der Rest des Dottersackes legt sich als ein lang ausgezogenes schlauchartiges Gebilde dem Darm entlang (Fig. 10, Tafel 2). War im Dotter ein Oeltropfen vorhanden, so findet dieser sich jetzt ganz an dem Vorderende des Dottersackes unter dem Herzen. Bei Mur. N°. 8 wird er dabei lang ausgezogen und nimmt etwa die Form einer Thräne an (Fig. 10). Auch wenn zwei oder drei Oeltropfen vorhanden waren, finden sie sich am Vorderende des Dottersackes und fliessen meistens zu einem einheitlichen Tropfen zusammen. Waren mehrere in Dotter zerstreut vorhanden, so sind sie auch jetzt mehr gleichmässig in dem schlauchförmigen Dottersack zerstreut. Die Magenerweiterung ist jetzt fast spurlos verschwunden.

Die Larven der Mur. N°. 2 und N°. 5 schlüpfen erst viel später aus, als die der anderen Spez. Sie haben dann schon eine Mund- und Afteröffnung, ja sogar die bei den anderen Larven sich erst einige Tage nach dem Ausschlüpfen entwickelende Bezähnung. Die Magenerweiterung, die bei Mur. N°. 2 sehr stark (Fig. 9 *b. s.*),

---

[1]) So weit mir bekannt, findet man diese eigenthümliche Gestaltveränderung des Dotters unter den Teleostiern nur bei den Muraenoiden-eiern. Sie giebt den Larven in diesen Stadien ein ganz eigenes Gepräge.

bei Mur. N°. 5 ziemlich geringfügig ist, bleibt dann auch entsprechend länger bestehen.

Von der Entwickelung der Larven von Muraena N°. 1 nach dem Ausschlüpfen während des sechsten bis achten Tages geben Figg. 13—17 ein Bild. Eigenthümlich ist dabei erstens die allen Spez. zukommende blasige Erweiterung des vierten Ventrikels. Man sieht, dass diese sich in früheren Stadien (Fig. 13. 14) beträchtlich weiter nach hinten ausdehnt als in späteren Stadien. Zweitens fällt besonders die sich jetzt schon ausbildende ebenfalls allen Spezz. zukommende scharfe Bezähnung auf, die aus Fig. 16 und 17 ersichtlich ist und diesen Thierchen durch die Länge und Schärfe der Zähne ein sehr karakteristisches Gepräge giebt. In Figg. 14—17 ist die eigenthümliche Umgestaltung des Mundes, das Hervorwachsen des Unterkiefers, die Umbildung der äusseren Physionomie deutlich zu sehen.

Es bilden sich jetzt auch das Augenpigment, die Brustflossen und an jeder Seite des Körpers sechs Pigmentflecke in regelmässiger Entfernung von einander (Fig. 12 Tafel 2). Jetzt ist aber der Dotter vollständig resorbirt. Nur ein Rest des Periblastkugels mit dem fast ganz resorbirten Oeltropfen und einige in ziemlich regelmässiger Entfernung von einander unter dem Darm liegenden Resten des Dottersackes sind übrig geblieben. Diese Resten reichen natürlich nicht mehr zur Ernährung der Larven aus, und am 9ten oder 10ten Tag gehen sie, wie fast alle pelagische Teleostierlarven nach Verlust des Dotters, zu Grunde. Sie haben dann die Gestalt der Fig. 12.

Da aber, wie aus den schönen Resultaten von Fabre-Domergue und Biétrix (21) hervorgeht, durch geeignete Nahrung die Larven künstlich ernährt und im Bassin auferzogen werden können. (bei *Solea* blieben 50% der Larven bis zum ausgebildeten Zustand im Leben), wurden auch hier einige Versuche in dieser Richtung gemacht. Das Wasser in einem grossen Gefäss wurde mittelst einer Hebel-Vorrichtung langsam und regelmässig bewegt, und sobald sie aus dem Ei geschlüpft waren, wurden junge Teleostierlarven in das Gefäss hineingebracht, und feines Plankton und zerriebene Muskelstückchen von Crustaceen [1]) wurden als Nahrung in das Wasser hineingethan. Bei verschiedenen pelagischen Formen (*Scorpaena*, *Clupea*-arten) gab diese Methode gute Resultate, nur nicht bei den *Muraenoiden*, da die langen dünnen nach vorne stehenden Zähnen dieser Larven in dem bewegten Wasser äusserst leicht an den Wänden des Gefässes haken blieben und so der Kiefer verwundet wurde. Wurde das Wasser nicht bewegt, so fing es sehr bald zu verfaulen an.

Nur als ich die Larven jeden Morgen sehr vorsichtig einzeln in

---

[1]) Das letzte wurde mir von Prof. Raffaele vorgeschlagen.

ein Urgläschen schöpfte, was trotz der Aktivität der Thierchen ziemlich leicht gelingt, und sie in ein Gefäss mit frisch geschöpftem und mit etwas Plankton versehenem Meerwasser hineinbrachte, konnte ich einige Muraenoiden-larven fünf oder sechs Tage nach Verlust des Dotters weiter aufziehen. Während die auf gewöhnlicher Weise in filtrirtem Meerwasser gezüchteten Larven in den letzten Tagen ihres Lebens nur langsam rundschwammen oder erschöpft auf dem Boden des Gefässes liegen blieben, schwammen diese Thierchen lebhaft mit den Kiefern schnappend umher, reagirten auf die leiseste Berührung des Gefässes, kurz zeigten sich frisch und gesund, auch nachdem der Dotter schon vollkommen resorbirt war.

Der Seltenheit des uns hier beschäftigenden Materiales wegen konnten aber diese Versuche nicht weiter fortgesetzt werden, und kann ich daher nur diese dürftigen Resultate aufweisen.

Indessen waren diese Resultate nicht ganz ohne Interesse. Denn die Vorlarven zeigten eine deutliche weitere Entwickelung so der äusseren Form als der inneren Ausbildung. Sie waren nicht nur etwas länger und höher (noch mehr bandartig) als die jüngeren, aber besonders der Kopf war weiter ausgebildet. Der Unterkiefer war noch stärker nach vorn gewendet und kräftiger, das Gehirn noch etwas mehr zurückgedrungen, die Uebereinstimmung im ganzen Habitus mit den Leptocephali noch stärker ausgeprägt.

Auch war das Pigment nicht nur an den Stellen vorhanden, wo es im vorigen Stadium aufgetreten war, sondern auch die Spitze des Unterkiefers und die Umgebung der Brustflosse war pigmentiert (Fig. 17 Tafel 2).

Genauere Angaben über die Dauer der einzelnen Entwickelungsstadien als die in dieser Skizze gegebenen, kann ich nicht machen. Erstens weiss man nicht genau, wann die Befruchtung stattgefunden hat. Zweitens findet man auch am selben Tage die offenbar während der Nacht befruchteten Eier in verschiedenen Entwickelungsstadien. Drittens entwickeln sich die Eier, auch die welche am selben Tage im gleichen Entwickelungsstadium aufgefunden werden, nicht alle gleich schnell. Auch entwickeln sich die Eier, die an einem warmen Tage gefischt werden, bedeutend viel schneller, als an einem kalten Tage. Endlich ist, wie ich schon oben sagte, der Entwickelungsgang auch bei Exemplaren derselben Spezies nicht immer derselbe, und kann z. B., wie es auch bei den Salmoniden beobachtet wurde (Kopsch), der Blastoporusschluss bei mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Ausbildung des Embryos stattfinden. Diese letzten Unterschiede sind aber meistens nur geringfügig.

Ein genaueres Studium der Eier und Vorlarven ergab, dass sie von sieben verschiedenen Spezies herrühren, die sich scharf von ein-

ander unterscheiden liessen, und doch alle Gemeinsames genug hatten, um sie mit gutem Rechte den Muraenoiden zurechnen zu können.

Wahrscheinlich werden im Tiefsee-Plankton des Golfes von Neapel und der angrenzenden Gebieten noch mehr Arten aufgefunden werden können. Nur einige Male hatte ich die Gelegenheit Tiefsee-Plankton zu untersuchen, und konnte nur diese Spezies (einige nur in vereinzelten Exemplaren) bestimmen.

Was die Differentialdiagnose anbetrifft, so waren die Eier nach Grösse, Weite des perivitellinen Raumes. Anzahl und Gruppirung der Oeltropfen im Dotter, Eigenthümlichkeiten der späteren Entwickelung scharf von einander zu unterscheiden. In dieser Hinsicht boten die Angaben Raffaele's eine sichere Basis. Nicht so aber in der Zahl der Abdominalsegmente der Larven, denn hier fanden sich erhebliche Differenzen.

So giebt Raffaele an dass die Eier seiner Spezies 6 die häufigsten waren. Die Vorlarven dieser Spez. wiesen 72 (73?) Abdominalsegmente auf.

Nun fanden sich in meinem Material am häufigsten Eier, die sich als derselben Spezies zugehörend herausstellten; die Zahl der Abdominalsegmente der aus diesen Eiern gezüchteten Larven schwankte zwischen 67 und 72.

Spezies N°. 9 (Raffaele) hat in der Form der Eier, in der aus einer doppelten Membran bestehenden Eikapsel, in der Grösse der Larven und in der eigenthümlichen Form des Oeltropfes Eigenschaften, die diese Art scharf von den anderen Arten unterscheiden. Raffaele giebt für diese Art 66 (67?) Abdominalsegmente an. Larven, die in jeder Hinsicht zu dieser Spezies passten, besassen nach meinen Zahlungen 63 Abd. Segmente. Hier spielen offenbar individuelle Variationen eine Rolle.

Die Larven der Spez. 7 haben nach Raffaele 59 (60?) Abdominalsegmente. Ausgewachsene Vorlarven aus in jeder Hinsicht mit der Beschreibung dieser Spez. übereinstimmenden Eiern gezüchtet hatten nach meiner Zahlung 75—77 Abdominalsegmente. Da kann man kaum mehr an individuelle Schwankungen denken.

Nun ist aber von verschiedenen Seiten constatirt, dass postembryonal bei verschiedenen Teleostiern der Anus seine Lage nicht unerheblich ändern kann. Diese secundäre Verschiebung ist bisweilen für Männchen und Weibchen verschieden gross, sie kann schnell oder langsam vor sich gehen, im frühen oder späteren Larvestadium stattfinden. Dass hierbei individuelle Variationen vorkommen können, hat an sich nichts unwahrscheinliches. Dass nun bei den Vorlarven der Muraenoiden, wo das Längewachstum so schnell vor sich geht, und der Anus so weit nach hinten sich findet, diese

individuellen Variationen eine grosse Variationsbreite aufweisen, hat ebenso an sich nichts unwahrscheinliches.

So findet man Vorlarven von Muraena N°. 1, die nach Resorption des Dotters 67, 69, 70, 72 Abdominalsegmente aufweisen. Offenbar liegen hier individuelle Schwankungen vor [1]), denn diese Vorlarven hatten sich aus vollkommen gleichen Eiern in vollkommen gleicher Weise entwickelt, und boten auch sonst keine Unterschiede dar. Ebenso liegt, wie ich meine, kein Grund vor, die Larven mit 63 Abdominalsegmenten von denen der Spezies 9 (Raffaele) mit 66 (67?) Abdominalsegmenten zu trennen

Ob aber auch Differenzen von 59 bis 77 Abdominalsegmente oder von 44 bis 54 Abdominalsegmente bei derselben Art vorkommen können, Differenzen wie sie die Vorlarven aus der Beschreibung nach vollkommen gleichen Eiern nach Zahlungen von Raffaele und mir aufweisen, scheint fraglich. Freilich habe ich nie Vorlarven der Specie 7 mit 59 (60?), oder der Specie 10 mit 44 (45?) Abdominalsegmenten gefunden, (und so fanden auch Grassi und Calandruccio (30 *b. d.*) wohl Eier der Spec. 10, welche Vorlarven mit der gleichen Zahl Abd. Segmenten, wie ich sie fand, aus sich hervorgehen liessen, aber niemals solche mit 44 Abd. Segmenten) aber der Seltenheit des Materiales wegen liess ich nur eine geringe Zahl der Eier der Spec. 7 sich zu ausgewachsenen Vorlarven entwickelen und kann daher nur von wenigen ausgewachsenen Vorlarven die Zahl der Abdom. Segmente feststellen. Die auf früheren Stadien fixierten Eier und Embryonen hatten sich alle in vollkommen gleicher Weise entwickelt. Ich habe sie daher alle der Muraena N°. 2 resp. Muraena N°. 7 zugerechnet, und die Spec. 7 und Spec. 10 von Raffaele provisorisch als Mur. N°. 4 und Mur. N°. 8 daneben gestellt.

Im grossen Ganzen habe ich mich daher an der provisorischen Eintheilung Raffaele's gehalten.

Für die weitere Arbeit hat jedenfalls diese Frage nur eine untergeordnete Bedeutung. Die mehr eingehenden Beobachtungen wurden zum grössten Theil an den Eiern der Mur. N°. 1 gemacht; diese Eier waren immer sicher zu bestimmen Die anderen Eier boten nur geringfügige Differenzen in den ersten Stadien der Entwickelung dar. Das Prinzip der Entwickelung, die gerade diese Eier zu einem vorzüglichen Untersuchungsobject machenden Vorgänge waren bei allen Arten dieselben. Bei der einen Species war die Prosto-

---

[1]) Auch für die Salmoniden giebt Virchow (95) an, dass er bis 64 Urwirbel gefinden hat, während die gewöhnliche Zahl 57 bis 60 beträgt. Hier sind also auch erhebliche Differenzen vorhanden.

malverdickung etwas mehr prominierend, bei der anderen etwas weniger hervortretend; bei der éinen Art schloss sich der Blastoporus etwas später, war die Kupffer'sche Blase etwas grösser, schlüpfte die Larve etwas früher aus dem Ei, erreichte die oben besprochene Magenerweiterung etwas grössere Dimensionen, entwickelte sich das Augenpigment etwas später als bei anderen Arten ... *dem Prinzip nach gestaltete sich die Entwickelung bei allen Arten durchaus ähnlich.*

Die Differentialdiagnose lasse ich hier folgen:

Muraena N°. 1. (Spezies N°. 6 Raffaele).

Figg. 1, 2, 3, 8, 12, 13, 14—17 Tafel 2.

Glashelle Eier mit grossem perivitellinem Raum. Diameter der Eikapsel 1,8 bis 2 mM., der Dottersphäre 1,1 bis 1,3 mM. Im Dotter 1 bis 5 ziemlich grosse Oeltropfen, dicht zusammen gelagert. Larven schlüpfen mit noch verschlossenem Mund und After aus dem Ei, sind dann ungefähr 5 mM. lang. Die Magenerweiterung erreicht ziemlich grosse Dimensionen (Fig. 8 Tafel 2). Die Vorlarven zur Zeit des Dotterverlustes sind bandartig, 1 bis 1,2 cM. lang, mit scharfen Zähnen (Fig. 12) und 67 bis 72 Abdominalsegmenten. Sechs Pigmentflecke am Rumpfe.

Muraena N°. 2.

Figg. 6, 7 Tafel 2.

Diameter der Eikapsel 3,3 mM., der Dottersphäre 1,7 mM. 7 bis 12 Oeltropfen im Dotter, etwas kleiner als die der Muraena N° 1, und anfänglich nicht so dicht zusammen gelagert (Fig. 6). Die Magenerweiterung erreicht kolossale Dimensionen (Fig. 7 *b. s*). Mund und After öffnen sich schon im Ei, die Larven schlüpfen aus, wenn die Zähne und die Pigmentflecke sich schon gebildet haben, als ungefähr 7 bis 8 mM. lange Larven. Die Vorlarven zur Zeit des Dotterverlustes sind ungefähr 1,5 mM. lang, mit 75 bis 77 Abdominalsegmenten, und sechs Pigmentflecken.

Muraena N°. 3. (Spezies N°. 7 Raffaele)

Wie Mur. N°. 2, jedoch mit 59 (60?) Abdominalsegmenten.

Muraena N°. 4 (Spezies N°. 8 Raffaele).

Diameter der Eikapsel 2 bis 2,2 mM., der Dottersphäre 1,4 mM. Im Dotter 30 oder mehr Oeltropfen, ziemlich gleichmässig über die von der Blastodermkuppe abgekehrte Hälfte des Dotters zerstreut. Embryonen schlüpfen mit noch verschlossenem Mund und After aus dem Ei. Die Vorlarven besitzen zur Zeit des Dotterverlustes 65 bis 67 Abdominalsegmente.

Muraena N⁰. 5.

Fig 9 Tafel 2).

Diameter der Eikapsel 2,9 mM., der Dottersphäre 1,5 mM. Im Dotter viele sehr kleine Oeltropfen, welche dicht an einander geschlossen einen undurchsichtigen weisslichen Haufen bilden von der Grösse eines Oeltropfens der Mur. N⁰. 1. Die Magenerweiterung erreicht nur geringe Dimensionen. Die Embryonen bleiben bis nach der Oeffnung des Mundes und der Bildung der Zähne in dem Ei, Anzahl Abdominalsegmente der Vorlarven 58 bis 60.

Muraena N⁰. 6. (Spezies N⁰. 9 Raffaele).

Fig. 10 Tafel 2.

Eier etwas kleiner als von Mur. N⁰. 1. Die Eikapsel besteht aus einer doppelten Membran. Die innere Membran ist zart, und durch Filamente mit der äusseren Membran verbunden. Ein Oeltropfen im Dotter; dieser Oeltropfen lagert sich nach dem Ausschlüpfen vor dem Herzen, und nimmt eine langgezogene Form an, etwa wie eine Thräne (Fig. 10 Tafel 2). Zur Zeit des Ausschlüpfens besitzen die kleinen Vorlarven 59 Abdominalsegmente [1]), zur Zeit des Dotterverlustes 63 (nach Raffaele besitzen die Larven seiner Spezies 9 66 (67?) Abdominalsegmente).

Die Magenerweiterung erreicht nur eine geringe Grösse.

Muraena N⁰. 7.

Diameter der Eikapsel 2,6 mM., der Dottersphäre 1,5 m.M. Kein Oeltropfen im Dotter (Fig. 4), die Eikapsel besteht wie bei Mur. N⁰. 6 aus einer doppelten Membran. Vorlarven ungefähr von der Grösse der Mur. N⁰. 1 Zur Zeit des Dotterverlustes weisen sie 54 (55) Abdominalsegmente auf. Bis zu dieser Zeit sind die Vorlarven fast ganz pigmentlos geblieben. Nur am Anus und am Schwanzende befinden sich einige Pigmentzellen (Fig. 11).

Muraena N⁰. 8. (Spezies N⁰. 10 Raffaele).

Wie Muraena N⁰. 7, aber mit 44 (45?) Abdominalsegmenten.

Muraena N⁰. 9.

Diameter der Eikapsel 2 mM., der Dottersphäre 1,1 mM. Die Eikapsel besteht, wie bei Mur. N⁰. 6 aus einer doppelten Membran. Im Dotter sind 10 bis 16 Oeltropfen vorhanden, ziemlich dicht zusammen gelagert. Die Vorlarven dieser Spezies starben

[1]) d. h. vom Hinterende des blasig erweiterten vierten Ventrikels ab gerechnet. Wie aus den Figuren ersichtlich, erstreckt dieser sich in den frühen Stadien der Entwickelung weiter nach hinten aus als später. Es ist daher ein unzuverlässiges Kriterium, und ich führe die Zahlen hier nur an, um diese Unterschiede zu zeigen.

alle kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen, die Zahl der Abdominalsegmente kann ich daher nicht angeben.

Es würde nicht ohne Interesse sein, einmal an der Hand der Heincke'schen, für die pelagischen Fischeier besonders von Heincke und Ehrenbaum (34) ausgearbeiteten Methode die Eier der Muraenoiden auf ihre Systematik und ihre Variationsbreite zu untersuchen. Dafür wäre aber ein ausgebreitetes Material nothwendig, und müsste man *alle* Eier sich bis zur kritischen Periode entwickeln lassen. Aus den in der Einleitung erörterten Gründen habe ich das unterlassen, und die Eier in der oben angegebenen Weise diagnosticiert. Um diese Frage zu untersuchen, müsste man, während mehrerer Jahren (der Seltenheit des Materiales wegen) die Monate August und September in Neapel oder in Messina durchbringen und alle Muraenoiden-Eier nur für diese Frage verwenden. Dazu fehlte mir leider die Gelegenheit.

B. *Jüngste Stadien. Structur des Periblastes.*

Das jüngste Stadium [1]) das zur Beobachtung kam, bietet, wie gesagt, das Bild der Fig. 1 Tafel 2 dar. Die Furchung ist eben abgeschlossen; das Blastoderm sitzt als eine im Verhältniss zur Dottermasse ziemlich grosse Kuppe von einer conischen, nach oben spitz zulaufenden Form, der Dottermasse auf. Von einer Invagination ist noch keine Spur zu sehen, das Blastoderm bildet noch eine Blastula, mit einer sehr geräumigen Furchungshöhle [2]). Den Medianschnitt durch ein nur um ein Geringes älteres Stadium mit eben nachweisbarer Abflachung und Differenzierung stellt Fig. 18 Tafel 2 vor.

Die Zellen der Blastodermkuppe sind ziemlich locker an einander gefügt. Nur die äusserste Schicht ist zu einer aus mehr oder weniger kubischen Zellen gebildeten *Deckschicht* differenziert. Die Zellen der Deckschicht sind noch nicht abgeflacht, wie das in etwas

[1]) Die ersten Stadien wurden ausschliesslich an Eiern der *muraena* N°. 1 studiert, da ich von den andern Arten keine so jungen Exemplare, noch in dem Blastulastadium, erhielt.

[2]) Reinhard (67) leugnet das Bestehen einer Furchungshöhle bei den Teleostii, weil er sie bei den Cyprinoiden nicht auffand, und meint, die Höhlung, welche Wenckebach zeichnet (bei einem Muraenoiden-Ei) sei eine künstliche Bildung. Darin hat er entschieden Unrecht. Die in Fig. 18 und Fig. 19 gezeichnete Höhle war in genau derselben Form und Grösse schon bei den lebenden Eiern vorhanden (Fig. 1). Die Abbildung Wenckebach's stellt nur einen seitlich geführten Schnitt vor, ungefähr wie Fig. 20 Tafel 2.

späteren Stadien der Fall ist. Sie sind noch kubisch, an der Spitze des Keimes (Fig. 18 Tafel 2 bei x) cylindrisch.

Hinsichtlich der inneren Structur der *Deckschichtzellen* sei noch das Folgende hervorgehoben. Die Form der geräumigen Furchungshöhle und die Einbuchtung des Periblastes und der Dottermasse unterhalb dieser Höhle weisen darauf hin, dass die Flüssigkeit, welche diese Höhle ausfüllt, unter ziemlich starker Spannung steht. Diese Spannung ist besonders von *His* (37*b* 1878) in ihren Consequenzen eingehend besprochen worden. Nun sind die Zellen der inneren Blastodermschichten sehr locker an einander gefügt, mit grossen intercellulären Räumen, und gewähren also der Flüssigkeit der Blastulahöhle freien Durchtritt. Auch die Zellen der mehr nach aussen liegenden Schichten fassen, obwohl etwas fester an einander geschmiegt, noch grosse intercelluläre Räume und Kanäle zwischen sich. Die Deckschicht aber bietet schon jetzt einen festen Abschluss gegen die Aussenwelt und in Anschluss daran findet man dann auch in mit Eisenhaematoxylin gefärbten Praeparaten die Zellen durch starke Kittleisten mit einander verbunden, und weisen auch die feinen Strahlungen, die von dem Querschnittspunkt der Kittleisten aus in das Protoplasma der an einander stossenden Zellen einstrahlen darauf hin, dass hier eine sehr widerstandsfähige Verbindung der Zellen unter einander besteht.

Die Centrosomen der Deckschichtzellen liegen meist neben dem (ruhenden) Kern in ziemlich gleichgültiger Lage. Die nach innen gerichtete Hälfte der Zellen ist ganz von Dotterkörnchen erfüllt, in der nach aussen gerichteten Hälfte fehlen diese und ist das Protoplasma in der oben angegebenen Weise gestreift. Da liegt auch der Kern.

Die weitere Differenzierung der Deckschicht bietet bis zur Ausbildung der stark abgeflachten Zellschicht wenig Beachtenswerthes [1]. Die Abflachung scheint sich, wie es auch Berent (12) für die Salmoniden behauptet, ziemlich unregelmässig zu vollziehen. Das regelmässige Bild der Fig 18, das mehr auf eine sozusagen centripetale Abflachung hinweisen würde, ist selten. Oft sieht man zwischen den schon ganz abgeflachten Zellen andere grössere liegen, die noch genau so aussehen wie die andern Furchungszellen, manchmal sogar noch etwas grösseren Umfang haben. Bald gleicht sich das alles aber aus, und sobald die Invagination angefangen hat, bietet die Deckschicht das bekannte typische Bild dar, ausgenommen am Hinterende des Embryonalschildes. Ueber die hier sich abspielenden Vorgänge werde ich weiter unten ausführlich berichten.

---

[1]) Von einem Uebergang von Zellen aus den tieferen Schichten des Blastodermes in die Deckschicht (cellule sottolacunari) wie es Raffaele (64*e*) für andere Teleostier beschreibt, ist in diesen jungen Stadien noch keine Rede.

Die unterhalb der Deckschicht liegenden Blastodermzellen sind einander fast völlig gleich. Ich erwähne dies hier, weil Wenckebach der ein derartiges Stadium abbildet (l. c. Taf. XVI Fig. 6), zwischen den Zellen der verschiedenen Schichten des Blastodermes grosse Unterschiede in Grösse und Färbbarkeit der Kerne und Grösse der Zellen zeichnet. Von solchem Unterschiede konnte ich niemals etwas wahrnehmen. Die Differenzen zwischen den Blastodermzellen sind alle auf die verschiedenen Theilungs- und Ruhestadien, in welchen sie beim Fixieren verkehrten, zurückzuführen. Nur liegen die Zellen in den tieferen Schichten etwas lockerer.

Im Allgemeinen haben die Blastodermzellen eine indifferente runde oder polygonale Gestalt. In der tiefsten Schicht findet man oft *birnförmige Zellen*, deren zugespitztes Ende immer nach der Furchungshöhle zu gerichtet ist. Diese Zellen führen uns gerade auf die Vorgänge, die sich hier im Bereiche des Periblastes und der am Rande der Furchungshöhle liegenden Blastodermzellen abspielen.

Das Verhalten des *Periblastes* (Klein), des *Dottersyncytiums* (Virchow) zum Blastoderm ist noch immer Gegenstand einer scharfen Controverse. Während Förscher wie Wenckebach (80) Corning (17), Agassiz und Whitman (1*b*), Ziegler (84), Kowalewski (46*b*), Wilson (83), Sumner (78), dem Periblast jede Betheiligung am Aufbau des Keimes aufs energischste absprechen, und Ziegler z. B. in seinem soeben erschienenen Lehrbuche (82*d*) die entgegengesetzten Angaben alle ohne Unterschied für irrtümlich erklärt, wird von einer grossen Anzahl Autoren (Lerebouillet (48), Kupffer (47), Gensch (25), Owsjannikow (59), van Beneden (9), van Bambeke (8), His (37), Brook (14), Cunningham (18), C. K. Hoffmann (38), Lwoff (51), Berent (12), Reinhard (67) die Betheiligung des Periblastes an dem Aufbau des Embryos behauptet und mit mehr oder weniger Deutlichkeit nachgewiesen.

Ueber den Grad dieser Betheiligung gehen übrigens die Angaben dieser Autoren ziemlich weit aus einander.

Ich werde hier jetzt nur auf die Angaben Wenckebach's, die sich auf demselben Untersuchungsobject beziehen, etwas näher eingehen. Wenckebach giebt eine Abbildung von einem Schnitt durch ein Muraenoiden-Ei in dem uns hier beschäftigenden Stadium, auf der man grosse Zellen sieht zwischen Blastoderm und Periblast (in der Furchungshöhle), welche, lose verbunden, in Strängen in der Furchungshöhle liegen, und er deutet diese Verhältnisse so, alsob hier Blastodermzellen auf den Boden der Furchungshöhle fallen, um dort mit dem Periblast zu verschmelzen „Das Praeparat ist so deutlich," fügt Wenckebach hinzu. „dass ich

nicht glaube, dasselbe anders interpretieren zu können. Man kann doch schwerlich annehmen, dass urplötzlich im Periblaste ganz fertige Kerne auftreten, welche Protoplasma um sich sammeln und nachher sich dem Blastoderm anschliessen konnten" (l. c. S. 229). Von Lwoff (51) und Berent (12) ist nun darauf hingewiesen worden, dass die Abbildung, welche Wenckebach giebt, vielmehr geeignet wäre, eine Ablösung von Zellen aus dem Periblast als das Umgekehrte, zu beweisen.

Dass das erste wirklich der Fall ist, zeigte mir mein Material aufs deutlichste. Aber auch Wenckebach hat, scheint's mir, recht; denn man sieht in der Furchungshöhle bisweilen grosse zellige Klumpen oder Strängen, ohne Kern, mit lockerem Protoplasma, welche sehr wahrscheinlich degenerierte Elemente vorstellen; vielleicht fallen diese allmählig auf den Boden der Furchungshöhle und werden dort vom Periblast aufgenommen und resorbiert. — Verhältnisse aber, wie sie in Fig. 20 Tafel 2 genau nach dem Praeparate abgebildet sind, lassen, wie mir scheint, wirklich keinen anderen Schluss zu, als dass sich hier [1]) *Zellen von dem Periblast abschnüren und dem Blastoderm anschliessen.* Das häufige Vorkommen solcher Bilder lässt sogar auf eine ziemlich rege Betheiligung des Periblastes an dem Aufbau des Keimes schliessen; dabei muss man noch im Auge behalten, dass in diesem Stadium, wo die Furchung schon abgeschlossen und das Blastoderm schon fast ganz fertig ist, und dieses sich zur Invagination anschickt, wahrscheinlich nur die letzten Reste dieses Prozesses zur Beobachtung gelangen. Denn diese Abschnürung von Zellen, welche nicht in ein bestimmtes Keimblatt aufgenommen werden, sondern sich einfach der jetzt noch ziemlich indifferenten Masse der Blastodermzellen anschliessen, hört mit der beginnenden Gastrulation wahrscheinlich auf. Die weitere Betheiligung des Periblastes am Aufbau des Keimes beschränkt sich, wie ich weiter unten ausführlicher begründen werde, auf ganz bestimmte, in ihrer Ausdehnung beschränkte Stellen. In Fig. 21 sind zwei solcher sich abfurchenden Zellen bei starker Vergrösserung gezeichnet. Bevor ich aber diese Bilder bespreche [2]), muss ich auf die Structur des Periblastes und des Dotters etwas näher eingehen.

Form und Structur des Periblastes. Der Periblast bildet in diesem Stadium, nach beendeter Furchung, eine dicke protoplasmatische Schicht unter dem Keim, welche sich an den Rändern zum *Keimwall* (Randsyncytium Virchow) verdickt. Durch die Spannung

[1]) Am Rande der Furchungshöhle.
[2]) Seite 168 ff.

der Deckschicht wird da der Periblast nach oben gezogen (Fig. 18 Tafel 2). Der Umfang der Deckschicht ist danach etwas kleiner als der des übrigen Blastoderms. Durch eine starke Kittleiste ist rings um den Keim die Deckschicht mit dem Keimwall fest verbunden. Diese feste Verbindung zwischen Keim und Keimwall (Randsyncytium) ist besonders von Corning (17) betont worden.

Am unteren Rande des Keimwalles, in einiger Entfernung vom Keimhautrand, verdünnt der Periblast sich ziemlich schnell um sich als eine sehr dünne Protoplasmaschicht um die Dottermasse herum fortzusetzen (oberflächliches Protoplasma der meroblastischen Eier nach Virchow 79). An dem dem Blastoderme entgegengesetzten Eipole ist diese Schicht da, wo sie den Oeltropfen umhüllt, wieder etwas dicker.

Unter dem Keim (centrales Syncytium und Randsyncytium) bildet der Periblast bis auf einige Entfernung von der Oberfläche eine einheitliche protoplasmatische, kernenreiche Masse. Die Dicke dieser Schicht ist übrigens individuell wechselnd. Etwas tiefer sind schon Dotterkügelchen darin vorhanden. Nach dem Centrum der Dottermasse zu werden die Dotterkügel grösser. Die schon früher erwähnte vesicolare Beschaffenheit des Dotters zeigt sich aber in den Schnitten bis ins Centrum der Dottermasse. Durch die ganze Dottermasse sind die Dotterkügel vorhanden, durch feine protoplasmatische Lamellen getrennt. Diese sie trennenden Lamellen stehen an der Oberfläche überall mit dem protoplasmatischen Periblastüberzug in Verbindung; sie zeigen da, wo sie in den Schnitten als Flächenbilder getroffen sind, eine ausgesprochen fibrilläre netzartige Structur, und sind identisch mit der von Virchow (79*b*) als „peripherisches Protoplasma" bezeichnete Formation; auch für dieses peripherische Protoplasma beschreibt Virchow eine netzförmige Structur (l. c. Pag. 52).

Unter dem Keim zeigen die oberflächlichsten Dotterkügel schon Zeichen beginnender Resorption. Sie sind compacter und färben sich intensiver.

Das Verhalten der Kerne und das ziemlich tief Eindringen auch grösserer Protoplasma-ansammlungen ins Innere des Dotters ist aus Figg. 18, 19 ersichtlich. In Bezug auf die Kerne sei hier nur erwähnt, dass sich von mitotischer Kerntheilung keine Spur mehr zeigt, dass aber die Kerne zum grössten Theil noch den Blastodermkernen völlig ähnlich aussehen.

Ueber die Veränderungen in Form und Ausbreitung des Periblastes in den späteren Stadien weiter unten mehr.

Ueber die *histologische Struktur* des Periblastes nach beendeter Furchung liegen nur wenige Angaben vor. Auch die neueren Ar-

beiten (Henneguy 35, Virchow 79, Berent 12, Raffaele 64 *f*, Bataillon 10, His 37 *d-f*, Reinhard 67, Kopsch 45 *f*) schliessen da, wo sie die feinere histologische Structur des Periblastes beschreiben, mit dem Stadium am Ende der Furchung ab, und gehen, His ausgenommen, mehr eingehend nur auf die ersten Stadien ein.

Henneguy giebt prachtvoll differenzierte Abbildungen von jungen Salmonidenstadien, und beschreibt die „freien Centra" im centralen Periblast in etwas späteren Stadien.

Raffaele unterscheidet bei Labrax, Belone, Exocoetus und Scorpaena in der Periblastentwicklung fünf Perioden; die letzte Periode stellt den Periblast vor so wie er sich nach beendeter Furchung unter dem Blastodisc zeigt. Während Raffaele in den früheren Perioden mitotische bipolare und später multipolare Kerntheilungsfiguren beschreibt (die letzten nach ihm durch Verschmelzung von mehreren Kernen mit ihren Strahlungen gebildet), unterliegen nach seiner Beschreibung während der fünften Periode die Periblastkerne einer graduellen regressiven Metamorphose. Die Dimensionen werden kleiner, die Kernmembran wird dicker, die Färbbarkeit mehr diffus. Dabei zeigt sich eine Art Fragmentation und die Kerne endigen wahrscheinlich mit sich in dem Protoplasma zu lösen und resorbiert zu werden (c. f. Ziegler).

Reinhard beschreibt (wie es auch Kowalewski, Virchow, Hoffmann u. a. thun) in den frühen Stadien des Auftretens des Periblastes die Strahlungen um die Periblastkerne und zwischen den verschiedenen Centren, geht aber später nur auf die morphologischen Verhältnisse, Ablösung von Zellen im Bezirk der Kupffer'schen Blase, u. s. w. ein, ohne die feinere histologische Structur des Periblastes näher zu berücksichtigen.

Kopsch geht in seiner Arbeit über die Entstehung des Dottersackentoblastes bei Belone acus (45 *f*), auf der ich später noch zurückkommen muss, leider nur bis auf den XIII. Theilungsvorgang der Blastodermzellen, schliesst also noch vor Beendigung der Furchung seine Beobachtungen ab.

His verbreitet sich besonders in der ersten seiner den Vorgängen während Furchung und ersten Entwicklungsstadien bei den Salmoniden gewidmeten Arbeiten (37 *d*) eingehend über die feineren histologischen Prozesse im Periblast. Seine Darstellung geht am Besten aus folgenden Citaten hervor, wobei im Auge behalten werden muss, dass His Zellen mit Kernen, Chromosomen, Centra und Protoplasma aber ohne periphere Begrenzung *Plasmochoren* nennt, die Zwischenstrassen zwischen den einzelnen Plasmochoren *Diasteme;* dass er ein zusammenhängendes System von Plasmochoren (wo

also die einzelnen Zellgebiete noch von einander unterscheidbar sind) ein *Syncytium* nennt, und ein *Plasmodium* wo sich deren Grenzen verloren haben.

Am Ende der Furchung des Salmonidenkeimes „besteht der nächste Fortschritt des gegliederten Keimes darin, dass sich dessen basales Syncytium nach oben hin glättet und vom gegliederten Zellenlager durch eine Spalte, die nunmehrige Keimhöhle, endgiltig trennt. Die Glättung erfolgt dadurch, dass sich die vom Syncytium aus in den Keimhügel hineinragenden kernhaltigen Vorsprünge als selbständige Zellen ablösen" (l. c. Pag. 418).

„Wenn die Keimzellen auf etwa 35 μ mittleren Durchmesser herabgegangen sind und die Zahl ihrer Schichten gegen 12 beträgt, zeichnet sich der Periblast vom übrigen Keim noch immer durch sein dichteres Gefüge und dunklere Färbung aus. Noch zeigt er reichliche Astrosphären."

„Schon auf den vorangegangenen Stufen und noch vor der endgültigen Sonderung des Periblastes waren die Centren benachbarter Plasmochoren vielfach durch gestreckte, mehr oder minder breite Verbindungsstrahlen mit einander in Zusammenhang getreten. Das Syncytium zeigte sich von einem gröberen Netz durchzogen, in dessen Knotenpunkten die dunklen Kernen mit den ihnen zugeordneten Centren gelegen waren." (l. c. Pag. 420). Jedes Centrum entsendet seine Strahlen nach verschiedenen Richtungen hin und kann mit zwei oder mehr Nachbarcentren verbunden sein. „Wie nun schon Henneguy gesehen hat, so kann ein und dasselbe Centrum.... auch mehrfache Spindeln bilden, deren Strahlen Chromosomen als Strassen dienen." „Mitosen und Protoplasmastrahlungen erreichen im Periblast nach dessen Sonderung vom Keime ihre maximale Entwickelung. Dann aber schwinden die Mitosen, die Strahlungen werden undeutlich." Es zeigen die Kerne durchwegs abgeschlossene Formen, und liegen in kleinen Gruppen von zwei bis vier oder fünf oder auch wohl in Conglomeraten beisammen, und werden von breiteren Verdichtungshöfen rings herum eingefasst. Diese mehrkernigen Höfe treten nun an die Stelle der früheren Plasmochoren.... Ein feinmaschiges Fadengerüst, mit zahlreichen Mikrosomen besetzt, bildet die Grundlage. Je mehr die Strahlungen schwinden, um so gleichmässiger erscheinen die Maschen des Gerüstes.... Schliesslich tritt aber ein Zeitpunkt ein, wo innerhalb des Plasmas jegliche Gliederung schwindet und das Ganze als eine gleichmässig dichte undurchsichtige Masse sich darstellt, von anscheinend körnigem Gefüge. So finden wir die Verhältnisse im Beginn der Embryonalbildung."

Ich habe die Auseinandersetzungen von His etwas ausführlicher

citiert, weil meine Beobachtungen sich an den seinigen anschliessen. Aus den besprochenen Arbeiten geht hervor, erstens dass solange noch von irgend einer Structur im Periblast die Rede sein kann, die Plasmochoren unterscheidbar sind, und zu jedem Kern (oder Kernconglomerat) ein oder mehrere Centra gehören, und dass wenn auch freie Centra hie und da auftauchen (Henneguy), im Allgemeinen die Centra neben den Kernen liegen, und zweitens, dass nur in den ersten Stadien eine Structur im Periblast nachzuweisen ist. Im Beginn der Embryonalbildung stellt das Ganze eine dichte undurchsichtige Masse dar.

Diese Behauptungen treffen nun für die Muraenoiden-Eier keineswegs zu.

Das Protoplasma färbt sich zwar dunkler als die Blastodermzellen und hat, an auf gewöhnlicher Weise mit Haematoxylin oder einem Carmingemisch gefärbten Praeparaten studiert, ein körniges Aussehen; an der Oberfläche bildet sich noch eine sehr dünne, etwas compactere Schicht aus. An mit Eisenhaematoxylin nach Heidenhain tingierten Schnitten lassen sich aber die Centra noch ebenso gut nachweisen, als es Henneguy und His bei den Salmoniden in jüngeren Stadien vermochten. Besonders in dem verdickten Teil des Periblastes, dem centralen Periblast und dem Keimwall finden sich in ziemlich regelmässiger Vertheilung tief schwarz gefärbte Körnchen, welche im Centrum einer sehr distincten Strahlensphäre liegen und dadurch ihre Centrosomennatur zeigen. Die Centrosomen sind meist aus mehreren (3 oder 4) sehr dicht zusammenliegenden Körnchen zusammengestellt, bisweilen findet man Diplosomen, bisweilen auch ein einziges Körnchen. Die Strahlen gehen immer bis an das Centrosom heran, sind nicht sehr dicht gedrängt und gerade dadurch sehr scharf als feine Fibrillen zu unterscheiden (Figg. 23—28 auf Tafel 3).

Sie verzweigen sich oft in einiger Entfernung vom Centrosom, sind oft etwas wellig gebogen (aber nur sehr wenig), weichen da wo sich ein Dottertröpfchen auf ihrem Wege findet, etwas aus, kurz zeigen alle die Eigenschaften von reellen protoplasmatischen Fibrillen.

Was uns hier aber am meisten interessiert, die Fibrillen der Strahlungen der verschiedenen Centrosomen anastomosieren entweder direct oder nachdem sie sich verzweigt haben mit einander und bilden so ein sehr feines aber sehr distinctes Netzwerk durch den Periblast. Nicht immer ist die Anastomosirung der verschiedenen Radiensysteme zu sehen, denn um die richtige Tinction zu erhalten, muss man ziemlich dünne Schnitte anfertigen, und da der Abstand zwischen den Centrosomen verhältnissmässig gross ist, sind nicht

immer benachbarte Centrosomen in demselben Schnitt getroffen. In den Figuren ist das Verhalten der Centrosomen und der radiären Fibrillen genau nach den Praeparaten gezeichnet. Gerade unter der Oberfläche des Periblastes sind die Centrosomen in ziemlich regelmässiger Anordnung vorhanden. Die sie unter einander verbindenden Fibrillen laufen da ungefähr parallel der Oberfläche. Das ist nicht nur an der an dem Keim grenzenden Oberfläche des centralen (subgerminalen) Periblastes zu sehen, sondern auch in dem sehr dünnen Dotterüberzug ausserhalb des Keimwalles konnte ich diese feinen Fibrillen sehen und meinte auch hie und da die in den Knotenpunkten sich findenden Centrosomen nachweisen zu können. Die Fibrillen verliefen da immer parallel der Oberfläche. An dem etwas verdickten Periblastüberzug der Oeltropfen waren sie dann wieder auch in querer Richtung ausgespannt. Diese letzten Angaben muss ich aber mit einiger Reserve hinstellen. Die Fibrillen waren in dem Dotterüberzug manchmal ganz deutlich zu sehen. Ob nun aber die schwarzen Körnchen, die ich hie und da liegen sah, wirkliche Centrosomen waren, konnte ich nicht sicher feststellen. Sie sahen zwar genau so aus wie die Centrosomen im übrigen Periblast, aber bei dem fast vollkommen parallelen Verlauf der Fibrillen war es mir meistens nicht möglich, zu bestimmen, ob sie wirklich in den Knotenpunkten der Radien gelagert waren. Auch da, wo die Radien zu convergieren schienen und im Centrum ein schwarzes Körnchen zu sehen war, war ich der Sache nicht gewiss. Hat man hier wirklich Centrosomen vor sich, so hat das ein hohes Interesse, denn in so weiter Entfernung vom Randsyncytium können die Centrosomen doch kaum vom Keime während der Furchung ausgewandert sein, und sind wahrscheinlich neu gebildet worden. Um die Sache endgültig zu entscheiden, fehlt mir leider das nötige Material von so jungen Stadien.

Was sich feststellen liess, war das Vorhandensein des distincten Netzwerkes im subgerminalen Periblast, das Anastomosieren der Fibrillen der verschiedenen Radiensystemen entweder direct oder nachdem sie sich mehrfach verzweigt hatten, die Lagerung der Centrosomen in den Centren der Radiensystemen, das Uebergehen von den Fibrillen aus dem oberflächlichen Periblast in die feinen, die Dotterkügel in dem Inneren der Dottermasse trennenden Protoplasmalamellen, und den Zusammenhang der oberflächlichen Fibrillen an der Grenze des Randsyncytiums mit den Fibrillen, welche in dem dünnen Protoplasmaüberzug um den Dotter ausserhalb des Randsyncytiums parallel der Oberfläche verliefen.

Bis jetzt habe ich das Verhalten der Centrosomen geschildert, alsob keine *Kerne* im Periblast vorhanden seien. Wie schon vor

längerer Zeit von M. Heidenhain (33*a*) [1]) für die Leukocyten, für die centrirten Systeme überhaupt, die völlige Unabhängigkeit der Centra von den Kernen in den ruhenden Zellen als principielle Thatsache bewiesen wurde, so sind auch hier in der That die meisten Centrosomen *unabhängig von einem Kern.* Zwar findet man, wenigstens in diesem und dem nächstfolgenden Stadium, fast in der Nähe von jedem Kern ein Centrosom, und ist also die Zahl der Centra erheblich grösser als die Zahl der Kerne, aber allmählig scheint sich auch in topographischer Beziehung eine völlige Unabhängigkeit auszubilden. Die Kerne sind in den Maschen des oben beschriebenen Netzwerkes gewissermaassen regellos zerstreut. Die Centrosomen in der Nähe der Kerne sind ebenso in den Knotenpunkten dieses Netzes eingelagert, wie die mehr in einiger Entfernung von einem Kern liegenden. Dabei üben aber die ersteren einen zur Zeit nicht näher zu erklärenden [2]) Einfluss auf den ihnen naheliegenden Kern aus, welche sich in Formveränderungen des Kernes kund giebt. Die Kerne sind nach dem Centrosom hin verlängert, bisweilen spitz ausgezogen. Solche Bilder sind vielfach als multipolare Theilungsfiguren beschrieben worden (Raffaele, His, Ziegler). Mir scheint aber, dass sie mit *Theilung* der Kerne nichts zu schaffen haben. Das lappige Aussehen. das die meisten Kerne in den folgenden Stadien und einzelne Kerne schon in diesem Stadium zeigen, und das nach der üblichen Auffassung auf amitotische Zerschnürung zurückzuführen ist, ist gar nicht immer mit einer damit correspondierenden Lagerung der Centrosomen verbunden.

Gerade in dieser sich allmählig stärker ausbildenden Unabhängigkeit der Centrosomen von den Kernen erblicke ich den Grund für das Aufhören der mitotischen Kerntheilung, für das Auftreten der amitotischen Zerschnürung und des anscheinenden Zugrundegehens der Periblastkerne in den späteren Stadien. Der Periblast hat einen anderen Auftrag zu erfüllen als die sich zum Embryo ausbildenden Blastodermzellen. Er muss einen festen, widerstandsfähigen Ueberzug für die Dottermasse bilden und zugleich die Desintegration der Dottersubstanz besorgen (Dotterorgan Virchow's). Dazu bildet er ein zusammenhängendes, geschlossenes System mit zahlreichen Centra und einem in Anschluss an die erste Function

---

[1]) Auch in dem in 1894 publizierten grossen Arbeit Heidenhains in dem Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 43 über die Centralkörper etc. ist die Unabhängigkeit der Centra vom Kern eingehend besprochen worden. Auch die amitotische Kernfragmentierung führt Heidenhain auf das Spannungsgesetz zurück. (p. 507—515).

[2]) Ob hier *chemotactische* Einflüsse im Spiel seien, wie es in neuester Zeit Giardina (Anat. Anzeigen Aug. 1902) behauptet, scheint fraglich.

differenziertes Netzwerk mit centrirten Radien. Die Kraftcentra, die Centrosomen, haben dabei eine bestimmte Lage und Vertheilung, und das ganze System ist dem Spannungsgesetz unterworfen. Die Kerne sind dabei ihres Theilungscentrums beraubt, und vielleicht ist deshalb die Fähigkeit der mitotischen Theilung für sie verloren gegangen, und ist nur die Fähigkeit sich amitotisch zu zerschnüren, übrig geblieben.

So liess sich bei denselben Embryonen nachweisen (12 *b*), dass in den Chordazellen, sobald sich die Chorda zu einem geschlossenen, centrierten System ausgebildet hat und die Centrosomen alle in einer Reihe in der Achse der Chorda gelagert sind, keine Kerntheilungsfiguren mehr aufgefunden werden. Die in dem Protoplasma waltenden Kräfte sind darauf hin gerichtet, die Zellen (und damit die ganze Chorda) in einer festen centrierten Gleichgewichtslage zu erhalten; würden nun die Chordazellen sich mitotisch theilen, so würde das ganze System in Unordnung gerathen; die Kerne sind dabei durch die feste Lage der Centrosomen in der Achse der Chorda ihres Theilungscentrums beraubt. Sobald sich dann aber Vacuolen in einzelnen Chordazellen bilden, und die nicht vacuolisierten Zellen an die Peripherie gedrängt werden, und also nicht mehr in dem centrierten System aufgenommen sind, beobachtet man wieder Theilungsfiguren in diesen letzten Zellen.

[Ich möchte hier noch daran erinnern, was ich in meiner vorigen Arbeit versäumte, wie auch Henneguy für die Salmoniden als unerklärte Thatsache berichtet, dass sich in dem Stadium vor Beginn der Vacuolisation in den Chordazellen keine Theilungsfiguren zeigen, dass aber während der Vacuolisation sofort Theilungsfiguren in den nicht vacuolisierten Zellen sichtbar werden. Hier gilt natürlich auch diese Erklärung.]

So kann man auch hier beim Periblast beobachten, dass wenn eine Zelle vom Periblast abgeschnürt wird, diese Zelle sich wieder *mitotisch* theilt (man vergl. S. 168). *Innerhalb* des Periblastes konnte sie das nicht, weil da die in dem Syncytium waltenden Kräfte ein zusammenhängendes geschlossenes System bilden (gleichwie in der aus scheibenförmigen Zellen aufgebauten Chorda), und für die Kerne nur die amitotische Theilung, welche wie von manchen Seiten gezeigt wurde, unabhängig vom Mikrocentrum und ohne erhebliche Umgestaltung des protoplasmatischen Kräftesystems erfolgt, übrig bleibt.

Warum nun aber die Periblastkerne, die sich nicht mehr mitotisch theilen können, nicht ruhig als bläschenförmige Kerne in dem Periblast liegen bleiben, sondern sich amitotisch zerschnüren, ist eine andere Frage. Bei den Leukocyten wird von Heidenhain

die amitotische Zerschnürung durchaus auf *mechanische* Ursachen, wechselnde Anspannung der centrierten Radien bei den mannigfachen Gestaltveränderungen der Zellen während der Bewegung, zurückgeführt, und in zutreffender Weise aus dem Spannungsgesetz erklärt. In dem Maasse, wie bei den Wanderzellen, besteht ein solches mechanisches Moment hier natürlich nicht, aber, wenn man die Ausbreitung des Periblastes in den verschiedenen Stadien betrachtet, die wechselnde Lagerung der Kerne, die eigenthümlichen Bilder der Verdichtungshöfen in dem Periblast in den späteren Stadien, und die Form der Kerne, so scheinen doch Protoplasmaströmungen innerhalb des Periblastes durchaus nicht ausgeschlossen, ja sehr wahrscheinlich. So ist vielleicht doch ein mechanisches Moment im Sinne Heidenhain's vorhanden.

Dass diese amitotische Zerschnürung und die von der Norm abweichende Structur der Periblastkerne schon jetzt, wo die Periblastformation noch in voller Funktion ist, auf ein Zugrundegehen der Kerne hinweisen sollte, wie es Ziegler (84 *be*) und vom Rath (65, 66, 85) wollen, ist durch nichts bewiesen. Durch die Untersuchungen von Meves (55) und Preusse (62) und besonders durch die Experimente von Pfeffer (61) und Nathanson mit Spirogyra ist bewiesen worden, das Kerne, die sich amitotisch geteilt haben, später wieder ganz normal verlaufende Mitosen zeigen können. Man kann nur mit Virchow (79 *c* Discuss.) sagen, dass die Periblastkerne als Kerne einer spezifischen Formation anzusehen sind; daher ihre abweichende Structur. Erst viel später, als die Dotterformation selbst zu Grunde geht, gehen auch die Kerne zu Grunde.

Structur des Periblastes in den späteren Stadien bis zum Schluss des Blastoporus.

Um den richtigen Zusammenhang zu bewahren, werde ich hier die Beschreibung der Veränderungen der Structur des Periblastes bis zum Schluss des Blastoporus anschliessen.

Während der ersten Zeit der Invagination und der Dotterumwachsung bleibt die Structur des Periblastes ungefähr dieselbe.

Die Figuren 24, 25 auf Tafel 3 sind nach Praeparaten aus der ersten Zeit der Invagination gezeichnet. Sie geben das Randsyncytium wieder mit der angrenzenden Partie des Blastodermes. Ueber die Verhältnisse in dieser Blastodermpartie werde ich weiter unten eingehend berichten, hier möchte ich nur auf die abgebildeten Structureinzelheiten im Periblast hinweisen. Wie man sieht, sind die Centrosomen und Strahlungen noch ebenso deutlich wie in dem vorhergegangenen Stadium der Fig. 23.

Auch in späteren Umwachsungsstadien bleibt die Structur im

Allgemeinen dieselbe. Nur fiel mir auf, dass hier die Centrosomen sich weniger gut färbten als in der frühen Periode. Dies kann aber auch nur ein Zufall sein, durch die Launenhaftigkeit der Eisenhaematoxylinmethode bedingt, denn selbstverständlich war das Material, obwohl für rein embryologische Zwecke völlig ausreichend, nicht so ausgiebig, als es für die endgültige Feststellung solcher histologischen Structureigenthümlichkeiten wünschenswerth wäre.

In den späteren Stadien der Umwachsung, als der noch weit geöffnete Blastoporus einen Ring bildet, weit kleiner als der Durchmesser der Dottersphäre, concentrirt sich die grösste Menge des Periblastes als Randsyncytium in einen Kreis um das Dotterloch, und ist besonders unterhalb des Schwanzknopfes in einer dicken Schicht vorhanden. Die Maschen des oben beschriebenen Netzes sind dementsprechend kleiner geworden.

In diesen späteren Stadien der Dotterumwachsung macht sich nun eine andere Structureigenthümlichkeit geltend.

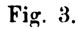
Wie schon von verschiedenen Seiten beschrieben wurde, hat die oberflächliche Schicht des Keimwalles, des Randsyncytiums, da wo es an den Blastodermrand stösst, ein dunkleres Aussehen als der übrige Periblast. Diese dunklere Partie eilt während der Verkleinerung des Blastoporusringes in den letzten Umwachsungsstadien in ihrem Wachsthum dem Blastoderme voraus und bildet schon vor dem Schluss des Blastoporus eine das Dotterloch überbrückende Schicht (Fig. 32 Tafel 3). Mit der Deckschicht, mit welcher diese Schicht bisweilen in Verband gebracht wird, hat diese das Dotterloch überbrückende Schicht nichts zu thun. Sie ist durchaus eine Differenzierung des Periblastes.

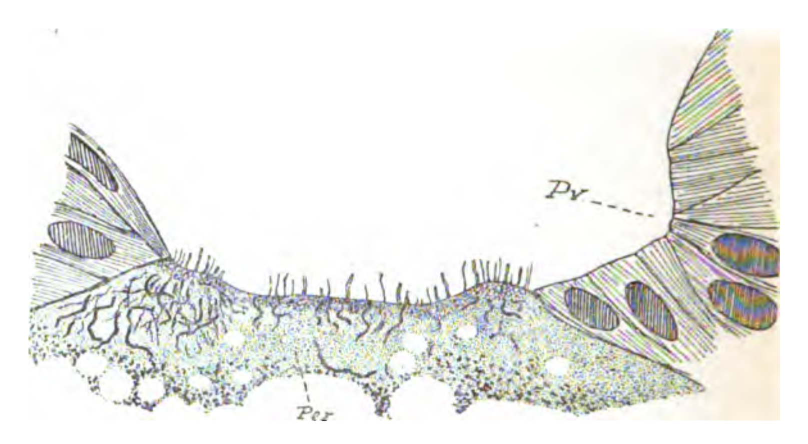
Bei noch weit geöffnetem Blastoporus ist diese dunklere Partie nur an der Grenze des Randsyncytiums zu finden, ist noch nicht scharf von dem übrigen Periblast abgegrenzt, und hat, bei mittelstarker Vergrösserung studiert, ein etwas mehr körniges Aussehen. Bei stärkster Vergrösserung zeigt sie sich aus dicht gedrängten runden Körnchen zusammengesetzt, welche sich mit Eisenhaematoxylin nur schwach tingieren, und daher meist als Ringe erscheinen. Auf Figur 30 sind sie bei starker Vergrösserung in der an dem Blastodermrand stossenden Partie des Randsyncytiums gezeichnet. Fig. 32 giebt dieselbe Partie bei sehr engem Dotterloch wieder.

An der Grenze dieser dunkleren Partie und in den angrenzenden Theilen des Periblastes findet man nun anstatt der sehr feinen Fibrillen des oben beschriebenen Netzes *dicke geschlängelte Fäden;* diese Fäden gehen meist, wie es scheint, von der Oberfläche aus, und sind da dann etwas dicker; sie dringen unter vielfachen Windungen eine Strecke weit in die Tiefe des Periblastes hinein,

verzweigen sich manchmal, und scheinen bisweilen mit einander zu anastomosieren, (Figg. 29—33 Tafel 3). Manchmal konnte ich den wirklichen Zusammenhang mit der Oberfläche nicht constatiren: die vielen Windungen und der streckenweise der Oberfläche nahezu parallele Verlauf der Fäden machen, dass sie manchmal verschiedene Schnitte (von 5 μ) durchlaufen. Der richtigen Orientierung stellen sich dann Schwierigheiten in den Weg. Sicher ist, dass die meisten (vielleicht alle) der Oberfläche zustreben.

Erst (bei weit geöffnetem Blastoporus) nur in dem Randcyncytium dem Blastodermrande entlang aufzufinden (Figg. 29, 30), findet man


Fig. 3.



Schnitt durch den engen Blastoporus eines Mur. N⁰. 1 Embryo.
Pv. = Prostomalverdickung. Per. = Periblast, Verg. × 1000.

sie, sobald das Dotterloch sich so weit verengert hat, dass die dunkler gefärbte Partie des Periblastes das ganze Dotterloch überbrückt hat (Fig. 31. Tekstfig. 3), in der ganzen Ausdehnung des Dotterloches. Sie kommen in sehr stark wechselnder Menge und Ausbildung vor. Bisweilen konnte ich sie in Praeparaten vom Anfang der Gastrulation und der Dotterumwachsung nachweisen, bisweilen fehlten sie fast ganz in Eiern mit schon stark verengertem Blastoporus. Die Tekstfigur stellt einen der extremsten Fällen vor. Die Fäden sind darin gezeichnet, wie sie durch die ganze Ausdehnung des 5 μ dicken Schnittes durch Heben und Senken der Mikrometerschraube zu verfolgen waren.

Besonders wenn man Flächenschnitte durch das enge Dotterloch anfertigt, bekommt man (nach Färbung mit Eisenhaematoxylin) diese eigenthümlichen dicken Fäden in sehr instructiver Weise zu sehen.

Folgt man die Flächenschnittserie von oben nach unten (d. h.

von der Aussenseite nach der Dottermasse hin), dann sieht man erst den Schwanzkopf und den das Dotterloch ringförmig umgebenden Randwulst in seiner eigenthümlichen (manchmal halbmondförmigen) Gestalt. In den Schnitten, welche die äusserste Schicht des Periblastes treffen, sieht man überall die dicken geschlängelten Fäden, die Verzweigungen, hie und da die Anastomosen, und die Verdickungen da, wo sie die Oberfläche erreichen. Ein solcher Schnitt ist in der Fig. 31 gezeichnet. So getreu wie möglich, habe ich den Verlauf der Fäden hineingezeichnet. Man sieht, wie die Fäden über das ganze Dotterloch zerstreut sind in ziemlich gleichmässiger Dichte. In dem um 5 μ tieferen Schnitt sind sie schon weit spärlicher vorhanden, da die meisten Fäden nur eine kleine Strecke weit in die Tiefe eindringen. Bisweilen sieht man eine richtige Schleife von oben in den Schnitt hineindringen, sich umbiegen und wieder an der Oberfläche des Schnittes heraustreten. Noch ein paar Schnitte weiter sind diese Gebilde verschwunden. Dann taucht ein aus weit feineren Fibrillen zusammengesetztes Netzwerk auf, das dem oben beschriebenen Fibrillennetzwerk des Periblastes zu entsprechen scheint. Bis an die unterste Grenze des peripheren Periblastes ist das zu erkennen.

Was sind nun diese dicken Fäden? Auf dem ersten Blick sehen sie den fadenartigen Differenzierungen in der Sphäre von jungen Eiern und Samenzellen von Hermann und Meves, den in anderen Zellen von Ballowitz beschriebenen Gebilden und besonders den von M. Heidenhain als Pseudochromosomen beschriebenen Schleifen und Fäden sehr ähnlich, und man würde geneigt sein, sie hier als metamorphosierte Fibrillen der Astrosphäre der Periblastcentra anzusehen. Aber wenn auch diese Fäden in ihrer Dicke, in dem geschlängelten Verlauf, in der Schleifenbildung den als Pseudochromosomen beschriebenen Schleifen und Fäden sehr ähnlich sehen, so muss man doch bedenken, wie schwierig es sei bei dem engen Kreis der Formen, welche als Zellstructuren auftreten können, zu sagen, ob zwei fadenartige Bildungen an verschiedenen Orten im Plasma beobachtet, unter sich wesensgleich sind. Auch war von irgend einer näheren Beziehung zu einer Sphäre nichts zu sehen, und ich hebe dann auch die Ähnlichkeit dieser Fäden mit den Pseudochromosomen hier nur hervor, um die Fäden in ihrer Form zu charakterisieren. Dabei kommt noch das Folgende: untersucht man die Fäden und Schleifen sehr sorgfältig und genau, so sieht man dass manche unter ihnen eine sehr deutlich *doppelte* Contour aufweisen, und da wo sie sich senkrecht zum Gesichtsfeld umbiegen, sieht man den optischen Querschnitt nicht als einen Punkt, sondern als einen äusserst kleinen *Kreis*. Es sind also feine *Röhrchen* dabei. Das ist

aber, wenn man an zahlreichen Schnitten und Praeparaten die Fäden studiert, nur bei einem Theil der Fäden der Fall. Manche erschienen ganz deutlich einfach. Ob man nun aber daraus den Schluss ziehen darf, diese letzten Gebilden seien etwas Anderes als die röhrchenförmigen, scheint mir fraglich, denn in mehreren Fällen konnte ich dieselbe Schleife erst als einfachen Faden, etwas weiter als doppeltcontourirten Faden, und da wo sie sich umbog und senkrecht zur Gesichtsebene verlief, in dem optischen Querschnitt als kleinen Kreis sehen. Diese Röhrchen nun, wenn sie auch eine Strecke weit an der Oberfläche des Periblastes parallel verlaufen, streben schliesslich alle der Oberfläche zu, und einige Malen konnte ich sehen, wie die zwei Contourlinien da aus einander wichen und mit der feinen Grenzlinie des Periblastes verschmolzen. *Es macht also den Eindruck alsob die Röhrchen nach aussen ausmünden.* Dasselbe liess sich in dem oben beschriebenen Flächenschnitt beobachten. Die dort als ein grobes Filzwerk von geschlängelten, bisweilen mit einander anastomosierenden Fäden erscheinenden Gebilde hatten da, wo sie die Oberfläche erreichten, einen etwas dickeren Querschnitt, der sich manchmal wie ein Kreis, nicht wie ein runder schwarzer Punkt vorthat.

Sind nun diese Gebilde als Röhrchen, welche an der Oberfläche des Periblastes ausmünden, aufzufassen, so kommen einem sofort die intracellularen Sekretcapillare und die Holmgren'schen Kanälchen in manchen Zellen, welche vielleicht auch zur Beseitigung von Ermüdungsstoffen dienen, in den Sinn, und fragt man sich ab, ob nicht der ganze Apparat dahin zu deuten sei, dass er dazu diene, die Spaltungsprodukte, welche bei der Verarbeitung und Verflüssigung der Dottersubstanz durch den Periblast nothwendigerweise enstehen müssen, zu beseitigen. Damit wurde in Einklang sein, dass die Fäden oder besser Röhrchen nur da vorkommen, wo der Periblast freiliegt, und nur in dem verdickten Theil am Rande des Blastodermes, da wo der regste Stoffwechsel stattfindet, und zweitens, dass sie in jüngeren Stadien, als der Blastodermrand ausgestreckt und die Oberfläche, auf welcher die Röhrchen sich zeigen, ebenso gross ist, nur sehr spärlich in den Schnitten gefunden werden, und dass sie, als die freiliegende Oberfläche des Periblastes kleiner wird (bei Verengerung des Dotterloches) zahlreicher sind, bis sie am Ende auf der ganzen noch freien Oberfläche des Periblastes in dem engen Dotterloch gefunden werden.

Auf der oben beschriebenen dunkleren Partie des Periblastes am Rande des Blastodermes zeigt sich noch eine zweite sehr merkwürdige Eigenthümlichkeit des Periblastes, welche sich vielleicht

mit den oben beschriebenen Gebilden unter einen Gesichtspunkt bringen lässt. Es ist ein *Cilienbesatz*, das in Fig. 32 auf Tafel 3 in seiner extremsten Ausbildung dargestellt ist, und das auch in den Tekstfiguren und den Figuren 28 (bei x), 29, 30, 33 sichtbar ist.

Diese Cilien finden sich auf der kleinen gekörnten Partie am Rande des Blastoderms, sind meistens ziemlich kurz, und sind in ihrem Vorkommen inconstant; bisweilen in den jüngsten Stadien (Fig. 28. Anfang der Gastrulation) vorhanden, fehlen sie bei weit älteren Stadien manchmal. Hat die dunkle Partie des Periblastes das ganze Dotterloch überzogen, so sind sie auch auf dieser ganzen noch frei hervorragenden Oberfläche des Periblastes zu finden (Fig. 32, Tekstfig. 3). Auf dem noch aus dem sich schliessenden Blastoporus hervorragenden Periblastpropf waren sie noch vorhanden; sie werden dann in die Kupffer'sche Blase mit einbezogen.

Sie folgen in ihrer Dichte ungefähr der Ausbildung der dunkleren Partie. Wo diese etwas dicker ist, sind sie dichter gedrängt, da wo diese dünner ist, sind sie spärlicher vorhanden. Sie stehen nicht auf Basalknötchen, und wenn man sie bei stärkster Vergrösserung an intensiv gefärbten Praeparaten untersucht, *sind auch diese Cilien manchmal ganz deutlich als Röhrchen zu erkennen* Diese Beobachtung habe ich so oft an den verschiedensten Praeparaten gemacht, dass ich sie hier mit ruhigem Gewissen niederschreiben kann. In ihrem ganzen Habitus zeigten diese Gebilde manchmal eine Ähnlichkeit mit dem Bilde des Tornier'schen Bürstenbesatzes der Niere, wenn sie auch weit weniger regelmässig sind.

Wie die der Differenzierungen im Periblast, so ist auch die Bedeutung dieser Gebilde auf dem ersten Blick völlig räthselhaft. Prof. P. Mayer, dem ich sie in Neapel einmal zeigte (an allerdings noch minderwerthigen Praeparaten) erinnerte mich an die von E. A. Andrews (2), G. F. Andrews (3) und Wilson (82) bei sich furchenden Eiern von Arbacia, Echinus und Cerebratulus beobachteten „Spinnfäden". Abgesehen davon, dass man hier mit vollkommen andern Verhältnissen zu thun hat, haben doch die „Spinnfäden" so wie sie von Andrews gezeichnet werden, nur eine entfernte Ähnlichkeit mit den Cilien so wie sie an richtig fixierten und gefärbten Praeparaten von Muraenoiden-eiern sich zeigen Eigene Erfahrungen über die „Spinnfäden" fehlen mir. Und auch falls man so heterogene Dinge mit einander vergleichen wollte, bleibt noch die Bedeutung solcher „Spinnfäden" hier auf dem Periblast völlig räthselhaft.

Vielmehr ausgeprägt schien mir manchmal die Ähnlichkeit mit dem Tornier'schen Bürstenbesatz. Wie dieser, sind auch die Cilien nicht immer vorhanden. Bei der wechselnden Deutung jedoch,

welche diesen Gebilden in den Tubuli contorti gegeben worden ist (ich brauche nur daran zu erinneren, dass ein erfahrener Kenner dieser Gebilde wie Disse, in einer neueren Arbeit sogar das Bestehen dieses Bürstenbesatzes völlig leugnet!) hat auch diese Aehnlichkeit nur einen beschränkten Werth. Aber es bringt uns auf den Gedanken ob nicht, wie auch der Tornier'sche Bürstenbesatz bei der Sekretion eine Rolle spielen muss und nur in bestimmten Sekretionsperioden ausgebildet erscheint, diese Gebilde ebenso in irgend einer Beziehung zur excretorischen Funktion des Periblastes stehen, und vielleicht ihr inconstantes Vorkommen auf eine Ausbildung nur während bestimmten Sekretionsperioden des Periblastes hinweise. Man konnte sie dann vielleicht in Zusammenhang bringen mit den oben beschriebenen Röhrchen oder Fäden im Randsyncytium (ein Zusammenhang, welcher auch morphologisch bisweilen nachzuweisen war). Ja, man konnte noch einen Schritt weiter gehen. Wie schon von Raffaele und Sumner beschrieben wurde, wird die Kupffer'sche Blase hier bei den Muraenoiden durch Invagination gebildet (man vergl. S. 193) und mündet bei ihrer Entstehung nach aussen aus. Die cilientragende dunklere Partie des Periblastes wird nun in diese Kupffer'sche Blase mit einbezogen, und sobald die Kupffer'sche Blase sich schliesst, fängt sie an sich auszudehnen. Vielleicht konnte man danach der Kupffer'schen Blase ebenso eine sekretorische Funktion zumuthen. So würde die alte Kupffer'sche Deutung der nach ihm benannten Blase als die Allantois der Fische, wenn auch nicht in morphologischer, so doch in physiologischer Beziehung wieder als die richtige hervorzuheben sein. In der allseitig geschlossenen, unten an den Periblast grenzenden Kupffer'schen Blase liessen sich jedoch die Cilien nicht länger nachweisen.

Bei der durchaus ungenügenden Kenntniss dieser Gebilde haben aber solche Betrachtungen nur einen sehr beschränkten Werth. Von einer wohlbegründeten Hypothese kann selbstverständlich keine Rede sein, und ich gebe sie nur als einen ersten recht provisorischen Versuch, die Sachen unter einen Gesichtspunkt zu bringen. Bevor diese Structureigenthümlichkeiten in dem Periblast anderer Teleostier untersucht worden sind (und bis jetzt fand sich noch nirgends etwas darüber) wird man zu keiner Entscheidung kommen können.

Bevor ich wieder zu der Beschreibung der sich an dem Blastoderm abspielenden Vorgänge zurückkehre, muss ich noch hervorheben, dass die stark färbbaren Körnchen, welche von mehreren Autoren im Dottersyncytium zur Zeit des Dotterlochschlusses aufgefunden und für Reste zerfallener Kerne gehalten wurden, auch hier vorhanden zu sein schienen. Wenigstens fanden sich im Peri-

blast zu dieser Zeit mit Eisenhaematoxylin stark färbbare Körnchen vor wechselnder Grösse; richtige „Körnerhaufen" wie sie Virchow (79*d*) beschreibt, fand ich nicht. Auch konnte ich diese Körner nur im zusammengedrängten Randsyncytium, und nicht, wie Virchow angiebt (l. c. S. 207), auch in den angrenzenden Meso- und Entodermzellen, auffinden.

Kehren wir nach diesem Excurs über die feinere Struktur des Periblastes wieder zum Blastoderm zurück, zum Punkte, wovon wir ausgegangen waren, die *Abfurchung von Zellen aus dem Periblast in dem Stadium vor dem Anfang der Gastrulation.*

Wie schon auf Seite 154 gesagt wurde, können Bilder, wie sie Figg. 20 und 21 auf Tafel 2 zeigen, nur auf eine Abgabe von Zellen an das Blastoderm hindeuten. Erstens ist dabei bemerkenswerth, *dass sich die meisten Zellen, sobald sie aus dem Periblast abgefurcht sind, zur Theilung anschicken.* Man sieht, wie sich schon bei den zwei eben abgefurchten Zellen der Fig. 21 das Microcentrum getheilt hat, und die zwei Strahlungssysteme an den beiden Seiten des Kernes gelagert sind. Bisweilen stiess ich auf Zellen, die sich schon getheilt hatten, noch bevor sie sich vollkommen vom Periblast losgelöst hatten; die unterste Zelle war noch mit dem Periblast verbunden, und liess noch die Fibrillen des Radiensystemes bis in die Substanz des Periblastes verfolgen. Die zweite war nur noch durch den Zwischenkörper und den Ueberrest der Centralspindel mit der erstgenannten Zelle verbunden. Die Theilung war daher eben beendigt. Auf analoge Bilder, wo aber die unterste Zelle sich schon vom Periblast losgelöst hat, stösst man öfters. *Sobald die Zelle mit dem zugehörigen Mikrocentrum sich aus der festen Gleichgewichtslage innerhalb des centrirten vielkernigen Systems des Dottersyncytium losgelöst hat, und sich als freies in sich geschlossenes System abgerundet hat, scheint eine ausgesprochene Tendenz zur Theilung des Mikrocentrum und der Zelle zu bestehen.*

So giebt auch Virchow an (1894, S. 76) dass er im centralen Syncytium des Salmonidenkeimes in dem Zeitpunkte, welcher dem ersten Auftreten der Embryonalanlage unmittelbar vorangeht, innerhalb des Syncytium in Hohlräumen des Syncytium eingeschlossene Zellen fand, welche den Zellen des Keimhügels genau glichen, *zuweilen mit Mitosen.* Die Stelle, wo sich diese Zellen fanden, beschränkte sich nicht auf das centrale Syncytium, sondern konnte sich über den ganzen Boden der Keimhöhle erstrecken. Nach Erwägung aller Erscheinungen ist es Virchow am Wahrscheinlichsten, dass es sich hier um einen Austritt von Zellen aus dem Periblast

handelt. Später hat Virchow sich allerdings dahin ausgesprochen, dass er es für fraglich hält ob hier wirklich eine Abgabe von Zellen an den Keim vorliege. Wie dies sei, es zeigt sich jedenfalls auch hier, dass die Zellen, sobald sie sich aus dem Verbande des Periblastes losgelöst haben (auch wenn sie noch im Periblast eingeschlossen sind) sich mitotisch theilen. Dass hier bei den *Muraenoiden* wirklich eine *Ablösung* von Zellen aus dem Syncytium vorliegt, scheint mir aus meinen Praeparaten unzweideutig hervorzugehen wie es übrigens auch von manchen Seiten für die frühen Entwicklungsstadien verschiedener Teleostier angegeben worden ist.

Zweitens ist das Folgende bemerkenswerth.

Betrachtet man die Bilder, wie sie Figg. 20 und 21 zeigen, so stellt man sich die Frage, wie sich eine solche Abfurchung denken lässt. Dass sich Zellen durch die Erhebung von Bückeln und Abfurchung aus dem Periblast bilden, ist bei Anwesenheit eines centrirten Radiensystemes, wie es hier nachgewiesen werden konnte ohne Schwierigkeit aus dem Spannungsgesetz abzuleiten. Aber das kann uns nicht weiter bringen als bis zum Stadium der bei *a* abgebildeten Zelle. Auf welcher Weise sich dann aber die Zellen vom Periblast *losreissen*, wie es die Zellen bei *b* und *c* in derselben Abbildung zu thun scheinen, kann man sich kaum vorstellen. Dass hier die Zellen wirklich losgerissen werden, geht aus der Form der Erhebung des Periblastes deutlich hervor. Solche Stellen an der Oberfläche des subgerminalen Periblastes findet man sehr oft, und nicht nur an den Rändern der Furchungshöhle, wie es die Fig. 20 vorstellt, sondern auch in der Mitte. In den meisten Fällen findet man dann in der untersten Schicht der Blastodermzellen Zellen mit nach unten (nach dem Periblast zu) verlängerter birnförmig ausgezogener Spitze, die offenbar früher mit dem Periblast verbunden waren und nach der Abfurchung sich vom Periblast losgerissen haben. Man kann sich jedoch kaum einen Mechanismus denken, wodurch diese Zellen sich losreissen und durch die Flüssigkeit der Furchungshöhle nach oben schwimmen, um sich den Blastodermzellen anzuschliessen. Darauf hat schon in 1892 Virchow hingewiesen gelegentlich seiner Besprechung der Entwickelung des Dotterorgans bei Lacerta, wo etwas Derartiges sich beobachten lässt.

Ich kann mir nun die Sache nur auf die folgende Weise erklären: die oben erwähnte Thatsache, dass man Zellen findet, die noch mit dem Periblaste verbunden sind, und sich doch schon vollkommen getheilt haben, weist darauf hin, dass diese definitive *Ablösung* vom Periblast, nachdem die Zelle sich schon aus dem Verbande des Syncytium losgelöst hat, ziemlich langsam vor sich geht. Solche noch nicht ganz abgelöste Zellen findet man nur am Rande der

Furchungshöhle, wo sie mit ihrem oberen Ende zwischen die übrigen Blastodermzellen hineinragen. Nun besteht in diesem und dem folgenden Stadium offenbar ein Bestreben der Blastodermzellen, sich fester an einander zu schliessen. Das kann man sich nur durch eine immer stärker werdende (chemotactische?) Anziehung zwischen den Blastodermzellen entstehend denken. Sobald dann aber die sich am Rande der Furchungshöhle vom Periblast loslösenden Zellen mit ihrem oberen Ende zwischen die Blastodermzellen hineinragen, schliessen sie sich ebenfalls daran an, und können sich so mit ihrem unteren Ende vom Periblast losreissen. Nun wird aber die Furchungshöhle wahrscheinlich gegen Ende der Furchung innerhalb kurzer Zeit gebildet, vielleicht auch unter dem Einflusse der oben erwähnten festeren Aneinanderschliessung der Blastodermzellen, wodurch die sich zwischen ihnen befindliche Flüssigkeit gewissermaassen ausgepresst wird. Dabei werden dann auch die Zellen, welche sich eben vom *centralen* Periblast abfurchten, und nicht am Rande, sondern in der Mitte der sich jetzt bildenden Furchungshöhle lagen, mit den anderen Blastodermzellen mit nach oben gedrungen und werden dabei vom Periblast losgerissen; da die Zellen sich, wie ich sagte, so langsam vom Periblast abzufurchen scheinen, und wenn sie schon ganz aus dem Verbande losgelöst sind, noch so lange mit dem Periblast durch einen Stiel in Verbindung bleiben, hat man nicht einmal eine sehr schnell erfolgende Bildung der Furchungshöhle und Abhebung des Blastoderms vom centralen Periblast anzunehmen.

Eine Kern- und Zelltheilung wird wahrscheinlich nicht kürzer als eine Stunde dauern; Kopsch giebt für einen Theilungsvorgang bei der Furchung von Belone acus (45 *f*) eine Stunde an, und wahrscheinlich wird es bei den Muraenoiden ungefähr gleich lange dauern. Hat also eine Zelle sich getheilt, während sie noch mit dem Periblast in Verbindung war, so darf man auch hierfür mit einiger Wahrscheinlichkeit eine Stunde rechnen. Bei der Schnelligkeit, womit die weitere Entwickelung der Muraenoiden vor sich geht, ist es nun gar nicht unwahrscheinlich, dass die Furchungshöhle sich innerhalb dieser Zeit bilden kann — dann konnte man das Sichlosreissen der Zellen vom Periblast darauf zurückführen.

C. *Anfang der Gastrulation. Bildung und Bedeutung der Prostomalverdickung.*

Auf den oben besprochenen Stadium folgt das Stadium der Gastrulation. Der conische Keim flächt sich an der einen Seite, dem späteren Embryonalschilde entsprechend, ab (schon in Fig. 18 be-

merkbar), die Zellen schliessen fester an einander und haben offenbar eine Tendenz, sich in eine Ebene auszubreiten; besonders His (37 *a b*) hat diese Tendenz eingehend besprochen, und für eine mechanische Erklärung der Umwachsung und des Umschlags angewendet. Neuerdings ist von Ziegler (84 *d*) noch einmal darauf hingewiesen, dass dieses Bestreben der Zellen, in grösstmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche sich zuzuwenden, offenbar günstig ist für die Aufnahme des Sauerstoffs und Abgabe von Stoffwechselprodukten durch die Blastodermzellen. Die Verdünnung der Keimscheibe, das Verschwinden der Intercellularräumen und die Aufnahme der lose liegenden Zellen zwischen die mehr nach aussen liegenden Zellen ist an unserem Material sehr schön zu verfolgen.

Dabei macht sich schon jetzt eine Concentration der Zellen an der Seite des späteren Embryonalschildes bemerkbar; während im vorigen Stadium die Dicke des Blastodermes ziemlich gleichmässig war (Fig. 1,18) ist jetzt schon eine ziemlich starke Verdickung an der einen Seite, eine Verdünnung an der anderen Seite zu constatiren (Fig. 2, 19).

Während nun die Deckschicht fest an dem Periblast haftet, stämmt sich die sich in der Fläche ausdehnende Blastodermmasse gegen den Periblast; die untersten Zellen machen sogar eine Aushöhlung im Periblast; dann weichen sie aus und schlagen sich um. Der Anfang der Gastrulation ist daher durch Umschlag zu Stande gebracht. Später scheint aber die Spalte zwischen Ecto- und Mesoderm durch Delamination sich zu vergrössern. Wie es Wilson für Serranus atrarius behauptet, geht also auch hier wahrscheinlich ein richtiger *Umschlag* mit *Delamination* zusammen. Eine secundäre Verlängerung der nicht in Ecto- und Mesoderm gespaltenen Zellmasse im hinteren Theil des Embryos in der Medianlinie nach vorn wie sie Jablonowski (40 *a*) für die Salmoniden angiebt und als Zeichen einer Nahtbildung, einer Concrescenz verwerthet, besteht bei den uns hier beschäftigenden Teleostiern nicht. Wohl wird durch die Abrundung der Chorda das Mesoderm besonders in der Medianlinie gegen das Ectoderm gepresst, und das kann in Längsschnitten den Eindruck machen alsob die beiden Schichten verschmolzen sind. *Eine wirkliche Verlängerung in der Medianlinie findet niemals statt.*

Der Umschlag fängt, wie es von fast allen Autoren angegeben wird, auch hier am Hinterende des Embryonalschildes an, und schreitet dann weiter um den Keimring herum fort, bis der ganze Keimring sich umgeschlagen hat und aus zwei Schichten besteht (Fig. 22*b* Tafel 2).

Unter dem Embryonalschilde streckt sich der invaginierte Teil zungenförmig nach vorn.

Aus diesem umgeschlagenen invaginierten Teil des Blastodermes entwickeln sich nun ausschliesslich die *Chorda* und das *Mesoderm* wobei die Chorda sich auf weiter unten näher zu besprechender Weise aus dem medialen Streifen des umgeschlagenen Blastodermes differenziert.

Die Bildung des *Darmentoderms* ist hiervon unabhängig.

Ueber die Bildung des secundären Entoderms (des Darmentoderms) bei den Teleostiern gehen die Ansichten weit aus einander.

Eine Gruppe von Förschern lässt das Entoderm sich aus dem Periblast bilden: so behaupten es Lereboullet (48, 49), Kupffer (47), van Bambeke (7), Balfour (5), Klein (44), Brook (14), Owsjannikow (59), van Beneden (8), Hoffmann (38), Mc. Intosh & Prince (52), Cunningham (18), Jungersen (41), Kingsley & Conn (42), Lwoff (51), Reinhard (67).

Nach Brook und van Beneden entstehen auch Chorda und Mesoderm aus den nachgefurchten Zellen des Periblastes. Nach Mc. Intosh & Prince, Cunningham, Kingsley & Conn entsteht wahrscheinlich nur ein Teil des Hypoblastes aus dem Periblast (nach den zwei letztgenannten Autoren schlägt sich auch die Deckschicht um). Nach Reinhard entsteht das Darmentoderm aus dem Periblast durch Vermittlung der Kupffer'schen Blase. In die untere Wandung der Kupffer'schen Blase wandern Zellen aus dem Periblast ein, furchen sich ab, wachsen nach vorn und bilden so das Entoderm.

Eine zweite Gruppe von Förschern spricht dem Periblast jede Betheiligung an der Bildung des Hypoblastes, des Darmentodermes ab, und lässt das secundäre Entoderm sich aus der gemeinsamen Anlage von Chorda, Mesoderm und Entoderm abspalten. So wird es besonders von Agassiz and Whitman (1 *b*), Wenckebach (80 *a*), Schwarz (73), Corning (17), Ziegler (84), Goronowitsch (29), Henneguy (35 *a*), Samassa (71), Virchow (79), Jablonowski (40), Gregory (31), Kopsch (45), Wallace (86) geschildert.

Eine dritte Gruppe von Förschern endlich nimmt für die Bildung des Darmentoderms noch einen anderen Modus an, oder theilt Beobachtungen mit, die auf einen anderen Bildungsmodus hinweisen.

Kingsley and Conn und Goette behaupteten, dass die Deckschicht, welche von fast allen obengenannten Autoren als nicht an dem Einstülpungsprozess teilnehmend dargestellt wird, sich mit einstülpt und einen Teil des Entodermes liefert. Dasselbe giebt His (37 *ab*) an, während Kowalewski (46 *b*) einen Uebergang der Deckschichtzellen in die unterste Zellenreihe des Blastodermes

zeichnet, aber behauptet, dass diese Zellen nicht der Deckschicht zugehören.

Kowalewski leugnet entschieden, dass die Deckschicht sich einmal einstülpen sollte. Uebrigens sind seine Ansichten recht wechselnd. In seiner ersten Mittheilung (46 *a*) in September 1885 giebt er an, das Darmentoderm sammt Chorda entstehen aus einer dreieckigen Zellgruppe, am hinteren Blastodermpole liegend, nicht dem Periblaste angehörend, sondern von einigen Blastodermzellen abzuleiten, die am hinteren Blastodermrande während der zweiten Umwachsungsperiode (bei Carassius auratus) die äusserste Bekleidung dieses Randes bilden und durch den sich umschlagenden Blastodermrand nicht mitgeschleppt werden, sondern ausserhalb des Umschlagbezirkes liegen bleiben. Nach einer zweiten Mittheilung (December 1885) stellt das Blastoderm den Ectoblast vor, der durch Umschlag das Mesoderm liefert. Die Rindenschicht von His wird als Entoblastrinde bezeichnet, der Periblast als Entoblastgerüst. Die Entoblastrinde liefert durch Nachfurchung auch in späteren Stadien an das Blastoderm Zellen. Das Darmentoderm sammt Chorda ensteht aus indifferenten Entoblastzellen, also aus dem Periblast. Nach einer dritten Mittheilung (46 *c*) in Juni 1886 bildet die Kupffer'sche Blase, die sich durch Invagination unter der Deckschicht bildet, einen Teil des Gastruladarmes, dessen grösserer Teil durch die ganze Oberfläche des durch den Keim nicht bedeckten Dotters vorgestellt wird. Von der Kupffer'schen Blase aus geht nach vorn ein solider Strang, der mit Mesodermanlagen zusammenhängend die Chorda und den Darm bildet.

Eine derartige Zellgruppe, am hinteren Blastodermpole zwischen Deckschicht, Blastoderm und Periblast liegend, wurde von Henneguy (35 *a*) gesehen: „les cellules marginales de la couche enveloppante sont plus développées que celles qui constituent le reste de la couche. Souvent elles donnent naissance à des cellules qui font saillie dans le canal périgerminatif et tendent à le combler... Je n'ai pu constater leur existence chez la Truite qu'au moment de la réflexion de l'ectoderme, et il m'a été impossible de suivre leur évolution ultérieure. Je crois, que leur présence indique seulement un point d'accroissement de la couche enveloppante" (l. c. Pag. 471). Henneguy hat daher den Zusammenhang dieser Zellen mit der Deckschicht richtig gesehen, schreibt ihnen aber keine keimblattbildende Bedeutung zu.

Virchow (79 *c*) sagt, gelegentlich der Besprechung des Dottercyncytiums der Salmoniden: am Keimrand in der Zeit, wo der Umschlag sich eben gebildet hat, fand ich *grosse Zellen, welche nach der Beschaffenheit ihres Protoplasma und ihrer Kerne syncytische Merk-*

male hatten [1]), in dem dreieckigen Raum zwischen Randsaum, Umschlag und Dotter. Ich habe solche Zellen auf Schnitten bisher nur am hinteren Rande gesehen, doch möchte ich das für ein Zufall halten. Aus der Lage ist nicht zu schliessen, ob sie sich dem Randsaum oder dem Umschlag oder keinem vom beiden anschliessen werden; ich *möchte aber das Zweite glauben* [1])" (l. c. Pag. 76). Wie sich zeigen wird, ist es kein Zufall gewesen, und sind diese Zellen *nur* am hinteren Blastodermpole aufzufinden.

Waclaw Berent (11) leitet von dieser auch von ihm beobachteten Zellgruppe, die nach ihm zwar in frühen Stadien mit der Deckschicht zusammenhängt, aber durchaus nicht durch Umschlag der Deckschicht gebildet wird (Pag. 317), das ganze secundäre Entoderm ab. Wovon diese „Entodermbildungszellen" eigentlich abstammen sollen, ist mir aus seiner Darstellung nicht recht klar geworden. Sie scheinen sich frühzeitig aus dem Umschlag des Blastodermes zu differenzieren.

Nach Wilson (83) differenziert bei Serranus atrarius das secundäre Entoderm sich gleich beim Anfang der Invagination des Blastodermes von der gemeinsamen Anlage und wächst als eine einschichtige Lage unterhalb der Mesoderm-Chorda-anlage nach innen. In einer seiner Zeichnungen sieht man wie die Deckschicht sich nach innen umstülpt, aber keinen Zusammenhang zwischen der Einstülpung und dem secundären Entoderm.

Nach Mc. Intosh and Prince (52) entsteht der Hypoblast durch Invagination, besonders von Zellen der „corneous layer", zusammen mit Zellen aus dem Periblast. Sie beschreiben schon die Prostomalverdickung und lassen sie aus Hypoblast- und Periblastzellen bestehen (mingled hypoblast and periblast).

Sumner (78 *a*, *b*, *c*) hat diese Verhältnisse am eingehendsten studiert. Nach ihm bildet bei Teleostiern und Ganoiden die Deckschicht bei allen untersuchten Formen am hinteren Blastodermpole eine Zellproliferation, welche er in Anlehnung an die Gastrulationstheorie Kupffers „*prostomal thickening*" nennt. Diese Zellgruppe beschreibt er schon in zwei früheren Arbeiten (78 *a*, *b*). Erst in seiner grösseren Arbeit vom Jahre 1901 wird die Bildung der Kupffer'schen Blase aus dieser Zellgruppe und die Bedeutung letzterer eingehend besprochen. Die „*Prostomalverdickung*" gehört lediglich der Deckschicht an, und giebt Zellen ab, welche unterhalb der invaginierten Zellen des übrigen Blastodermes nach innen wachsen. Das Schicksal dieser Zellen konnte er leider nicht feststellen, und so ist seine schliessliche Deutung der Prostomalverdickung nicht

[1]) Im Original nicht cursiviert.

recht klar. Wenigstens ein Theil des Darmentoderms soll von der Prostomalverdickung geliefert werden; wie viel, ist nicht zu sagen. Ob Chorda und Mesoderm mit dem Darmentoderm zusammenhängen, bleibt ebenso fraglich. An einer Stelle, nähmlich am ausserembryonalen Blastodermring, wird das Entoderm (kurze Zeit vor dem Schluss des Blastoporus besteht auch der nichtembryonale Blastodermring aus drei Schichten) entschieden *nicht* von der Prostomalverdickung aus gebildet. Schliesslich giebt er als die Bedeutung der Prostomalverdickung an: „thus the prostoma of the teleost, like the neurenteric canal of the shark, represents a specialized portion of the blastopore which has become detached from the remainder by a process of concrescence or union of the blastopore lips"[1]) (l. c. Pag. 65). „The caudal knob of the teleosts represents the embryonic tail-end of the shark, inclosing the neurenteric canal" l. c. Pag 66) (c. f. Schwartz).

Die Prostomalverdickung bildet sich nach Sumner nicht immer gleich beim Anfang der Gastrulation. Bei Salvelinus zeigt sich die Prostomalinvagination vor der Ausbildung des Keimringes (l. c. Pag. 59). Bei Muraena konnte Sumner, als der Keimring schon nahezu den Aequator des Eies erreicht hatte, weder Prostomalverdickung noch secundäres Entoderm auffinden, obwohl der Keimring schon weit vorgeschritten war.

In einer vorlaufigen Mittheilung (12*a*) habe ich im Anfang dieses Jahres diese Resultate Sumners theils bestätigt, theils erweitert. Die schliessliche Deutung der „Prostomalverdickung"[2]) wird jedoch dabei eine ganz andere.

In Gegensatz zu Sumner konnte ich bei den Muraenoiden *vom Anfang der Invagination ab überall die Prostomalverdickung in Zusammenhang mit dem Darmentoderm nachweisen*, auf Längsschnitten und auf Querschnitten. Sie fehlte niemals.

Der ganze Prozess gestaltet sich folgendermaassen:

Sobald sich der Blastodermhügel, die Keimscheibe, abflacht, die Zellen sich fester an einander schliessen, sich auf die Seite des späteren Embryonalschildes concentriren und da sich nach innen umzuschlagen anfangen, bemerkt man auf medianen Längsschnitten

---

[1]) Sumner unterscheidet wirkliche Concrescenz, Zusammenlegung von zwei lateralen Theilen des Keimringes, und *Confluenz*, ein Zusammenfliessen von noch nicht differenziertem. Bildungsmaterial. „The detachment of the prostoma from the yolk blastopore" geschieht nach ihm „by a process of concrescence in the former sense (apposition)".

Diese Concrescenz hört auf, sobald die Schwanzknospe sich gebildet hat.

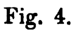
[2]) Obwohl die Deutung eine andere wird, so habe ich doch den Namen beibehalten, weil er sich für diese Deutung vielleicht noch besser eignet als für die von Sumner der betreffenden Zellgruppe gegebene.

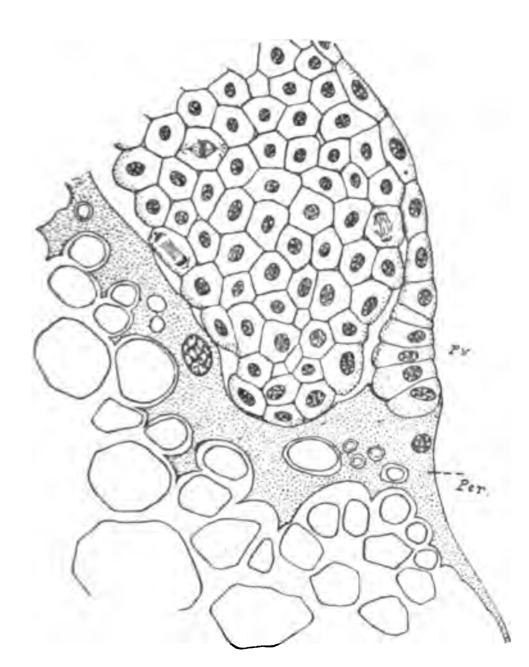
dass die oberflächlichen Zellen des Blastoderms da, wo sie an dem Randsyncytium stossen, in einem mehrere Zellen breiten Bezirk grösser, indifferenter sind als die anderen, jetzt schon stark abgeflachten Deckschichtzellen. Sie sind da manchmal sogar etwas grösser als die übrigen Blastodermzellen (Fig. 25 Tafel 3).

Diese Zellen bilden die von Sumner für spätere Stadien nachgewiesene *Prostomalverdickung*.

Sie nehmen bald eine cylindrische Gestalt an, mit der langen Achse senkrecht auf die Oberfläche gerichtet, und teilen sich senkrecht zu dieser Achse, so dass eine der Tochterzellen in die Tiefe rückt.

Bisweilen findet man die regelmässige Form der Tekstfigur 4. Meistens aber findet man die Bilder der Tafel 3. In den Figuren dieser Tafel ist das Periblast mit der angrenzenden Partie des Blastoderms dargestellt, wie es sich bei starker Vergrösserung auf Medianschnitten durch Eier vor dem Anfang der Gastrulation (Fig 23, 24), mit eben angefangener (Fig. 25) und etwas weiter vorgeschrittener Invagination (Figg. 26, 28) zeigt. Die Zellen sind alle aufs Genaueste mit dem Zeichenapparat gezeichnet; auch die Grösse und Structur der Kerne im Blastoderm und im Randsyncytium entsprechen genau den Praeparaten.


Fig. 4.



Längsschnitt durch den hinteren Blastodermpol eines Embryo von Mur. N⁰. 1 beim Anfang der Gastrulation. Pv. = Prostomalverdickung. Per. = Periblast (Randsyncytium).

Die auf dieser Weise am hinteren Blastodermpole sich bildende Zellgruppe ist von den abgeflachten Zellen der Deckschicht ziemlich scharf abgegrenzt; manchmal findet man eine Art Uebergangszelle, welche eine Keilform hat mit dem breiteren Ende dem Periblast zugewendet, und mit dem zugespitzten Ende sich den abgeflachten Deckschichtzellen anfügend (Figg. 25, 26, 28).

Forthwährend theilen sich die Zellen der Prostomalverdickung parallel zur Oberfläche, und die eine der Tochterzellen wandert in die Tiefe. Auch von den beiden Seiten her betheiligen sich noch mehrere Zellen an dem Prozess. So wird eine aus locker gefügten Zellen zusammengesetzte Zellzunge gebildet, welche unterhalb des umgeschlagenen Blastodermtheiles und scharf davon getrennt, sich zwischen diesen und den Periblast schiebt. Sie reicht nach vorn ungefähr so weit als das invaginierte Blastoderm, ist aber mehr nach vorne zu nicht immer deutlich von den hier ebenfalls ziemlich locker liegenden Zellen des invaginierten Blastodermes zu unterscheiden (Fig. 22*a*). Manchmal aber lassen sich die Zellen doch durch einen grösseren Gehalt an Dotterkörnchen und eine deutlich dunklere Farbe bis ans vordere Embryonalende von der darüber liegenden Schicht scharf trennen. Auch auf Querschnitten liess sich die von der Prostomalverdickung ausgehende Zellenzunge manchmal scharf von der darüber liegenden Blastodermschichte unterscheiden.

Aus dieser Zellenzunge bildet sich das Darmepithel; das secundäre Entoderm ist also vom Anfang ab von der Anlage der Chorda und des Mesoderms getrennt. Auf die späteren Vorgänge werde ich weiter unten zurückkommen.

Hier tritt nun an erster Stelle die Frage hervor: woher stammen die Zellen der Prostomalverdickung?

Sumner rechnet sie ausschliesslich der *Deckschicht* zu, jedoch, wie ich glaube, mit Unrecht. Meiner Ansicht nach stammen sie aus dem *Periblast*.

Kehren wir zu dem Stadium zurück, wo noch von keiner Invagination die Rede ist, wo jedoch die Keimscheibe durch die eben nachweisbare Abflachung und Concentration der Zellen nach der Seite des späteren Embryonalschildes hin die Orientierung der Schnitte ermöglicht; betrachtet man in diesem Stadium die Grenze zwischen hinterem Blastodermpole und Randsyncytium, so bekommt man bei starker Vergrösserung unter Umständen das Bild der Fig. 24. Die Blastodermzellen sind im Allgemeinen durch ihre etwas hellere Farbe von dem Periblast sofort zu unterscheiden. Nur die Zelle bei *a* sieht in ihrer Farbe dem Periblast ähnlich; sie sitzt auch mit breiter Basis dem Periblast auf, thut sich also vor als eine vom Periblast abgefurchte Zelle.

Das wird noch stärker bei dem folgenden Stadium, wovon einer der Medianschnitte in der Fig. 25 gezeichnet ist. Auch da bekommt man den Eindruck alsob die sich teilende Zelle ursprünglich dem Periblast und nicht dem eigentlichen Blastoderm zugehört [1]).

[1]) Dass eine eben abgefurchte Zelle sich sofort mitotisch theilt, hat nach dem,

Betrachtet man in diesen Figuren die Periblastkerne, so sehen sie noch fast genau so aus wie die Kerne der Blastodermzellen. Auf Querschnitten ist dasselbe zu sehen. Die Kerne haben noch gar nicht die flache Gestalt, die die meisten Kerne des Periblastes in den späteren Stadien annehmen. Nur erscheinen sie in ihrer Struktur etwas leerer als die meisten Blastodermkerne.

Beim Anfang der Gastrulation, als die Prostomalverdickung sich zu bilden angefangen hat, ist sie ungefähr um diesen Betrag in

Fig. 5.

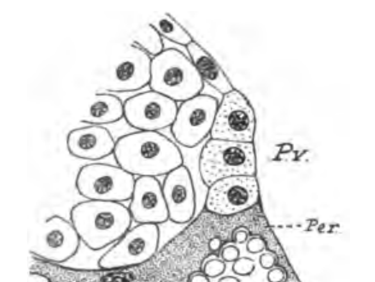
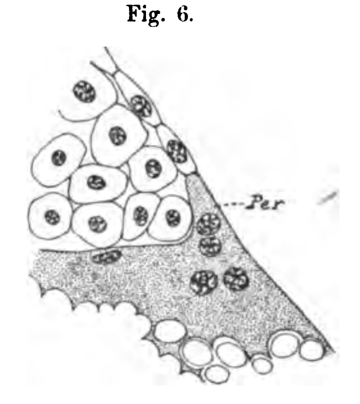


Fig. 6.



den Periblast eingesenkt. Was ich meine, wird durch die Tekstfiguren 5 und 6 klar. Sie stellen zwei Schnitte durch den Hinterrand des Blastodermes vor beim Anfang der Invagination. Fig. 5 ist ein Medianschnitt, der die Prostomalverdickung (*p. v.*) getroffen hat. Fig. 6 giebt dieselbe Stelle wieder, etwas von der Medianlinie entfernt. Die Prostomalverdickung ist hier nicht mehr sichtbar, der Periblast reicht bis an die flachen Zellen der Deckschicht und ist etwas über dem sich nach unten drängenden Blastoderm hinaufgezogen. Auch dieses Verhalten spricht dafür, dass die Zellen (der Prostomalverdickung) vom Periblast abgefurcht sind.

Ebenso machen in den Figuren 26 und 28, welche dieselbe Stelle bei ein wenig älteren Stadien, wo der Umschlag sich schon über den ganzen Keimring ausgedehnt hat, der Dotter jedoch noch nicht bis auf den Aequator umwachsen ist, wiedergeben. die Zellen der Prostomalverdickung durchaus den Eindruck, aus dem Randsyncytium entstanden zu sein. Dabei kommt, dass, wie auch Sumner angiebt, die Zellen der Prostomalverdickung, besonders während der ersten Zeit ihrer Entwickelung, eine etwas dunklere Farbe anneh-

---

was oben (Seite 169) über die Periblaststructur und das Verhalten der abgefurchten Zellen gesagt worden ist, an sich nichts Unwahrscheinliches.

men als die übrigen Blastodermzellen; auch der Periblast nimmt diese dunkle Farbe an. Oft nimmt nur die an dem Periblast grenzende Zelle der Prostomalverdickung die Farbe des Periblastes an, und sind die anderen Zellen heller tingiert. Dabei konnte ich an manchen Stellen constatiren, dass der Kern einer solchen, noch ganz im Periblast eingegrabenen und vom Periblast durch eine äusserst zarte Zellgrenze getrennten, auch in ihrer Farbe dem Periblast ähnlich sehenden Zelle noch viel mehr den jetzt schon etwas leer erscheinenden Periblastkernen als den Kernen der übrigen Blastodermzellen ähnlich sah.

Manchmal hat auch der Periblast an seinem am Blastodermrand grenzenden Oberfläche eine etwas dunklere Farbe. Bisweilen war dann auch die an dem Periblast stossende Zelle der Prost. verdickung an ihrer Oberfläche in gleicher Weise tingiert.

So machen auch die zwei untersten Zellen der Prostomalverdickung in der Fig. 28 den Eindruck, vor kurzer Zeit aus dem Periblast abgefurcht zu sein.

Sehr beweisend für diese Auffassung scheint mir ein Schnitt, wie der in der Fig. 27 abgebildete, zu sein. Die Schnittrichtung ist in der kleinen Skizze rechts von der Fig. 26 (Medianschnitt durch ein gleichaltriges Stadium) angegeben. Der Dotter war noch nicht bis an dem Aequator umwachsen. Die Schnittrichtung wurde genau parallel dem Keimringe gehalten. Da die Prostomalverdickung etwas über dem Niveau des übrigen Blastodermringes hinausragt, wird sie von dem Messer gestreift noch bevor das übrige Blastoderm in dem Schnitt sichtbar wird. In dem abgebildeten Schnitt sieht man die Prostomalverdickung fast in ihrer ganzen Ausbreitung. Man sieht wie die untersten Zellen ganz in dem Periblast eingegraben sind, während ausserhalb der Prostomalverdickung der Periblast weiter hinaufragt. Sehr bemerkenswerth ist die Configuration der Zellen, welche auf eine confluirende Bewegung hinzudeuten scheint. Die kleine Höhle in der Mitte (bei *h*) ist nur auf diesem Schnitt sichtbar; sie ist lediglich eine Einbuchtung, wie sie auch in dem Längsschnitt der Fig. 26 sich zeigt.

Dass sammtliche Zellen der Prostomalverdickung syncytialer Herkunft sind, ist natürlich nicht zu sagen. Bisweilen stösst man in der angrenzenden Partie der Deckschicht auf Kerntheilungen (Fig. 19) welche vielleicht auch Zellen liefern können, welche in die Prostomalverdickung aufgenommen werden können. Es scheint mir aber nicht wahrscheinlich zu.

Ebenso scheint mir die Beteiligung des Umschlages des Blastodermes an dem Aufbau der Prostomalverdickung oder an der von dieser aus nach innen wachsenden Zellzunge, fraglich. Zwar be-

kommt man bisweilen in einzelnen Schnitten den Eindruck alsob hie und da eine Zelle sich aus dem Verbande des invaginierten Blastodermes loslöst und sich der Prostomalverdickung anschliesst. Wirklich *beweisende* Bilder dafür erhielt ich aber nie. Und auch wenn dies so wäre, braucht uns das nicht zu veranlassen, den Satz: die Prostomalverdickung liefere das Entoderm, für unrichtig zu erklären. Wenn sich überhaupt Zellen aus dem umgeschlagenen Theil des Blastodermes der Prostomalverdickung anschliessen, so bleibt das doch immerhin auf sehr vereinzelte Zellen beschränkt. Und es wird doch besonders in so jungen Stadien, wo die Zellen noch so wenig in einer bestimmten Richtung differenziert sind, der Werth jeder Zelle grösstentheils durch ihre Umgebung bestimmt; und sehr wohl kann eine Zelle vom invaginierten Blastoderm, wo einzelne Zellen besonders an der Umschlagsstelle jetzt bisweilen noch etwas locker gefügt sind, während des Umschlages und des Weiterwachsens aus dem Verbande gelöst werden, und, im Darmentoderm aufgenommen, sich da zu einer Darmepithelzelle differenzieren. So eine von der Lagebeziehung abhängige Differenzierung (W. Roux 68) hätte an und für sich nichts Unwahrscheinliches, wenigstens in so jungen Stadien der Entwickelung.

Ich muss aber nochmals betonen, dass ich wirklich beweisende Bilder für eine solche Beteiligung des invaginierten Blastodermes an dem Aufbau des Darmentoderms niemals erhielt.

Nach dem hier Erörterten scheint es mir am wahrscheinlichsten, wenn man es auch nicht mit voller Gewissheit beweisen kann, anzunehmen, dass die Zellen der Prostomalverdickung sich aus dem Randsyncytium differenziert haben.

Man wird sich nun sofort abfragen, warum hier nicht Beobachtungen am *lebenden Ei* controllierend hinzutreten. — Aus mehreren Gründen hatte ich damit kein Glück:

Erstens steht der genauen Beobachtung mit starker Vergrösserung am lebenden Ei der weite perivitelline Raum hindernd in dem Weg. Dieser Raum ist allseitig ungefähr 0,3 bis 0,5 m.M. breit. Man kann also ohne das Ei zu comprimieren, mit dem Objectiv nicht nahe an die Eioberfläche herantreten. Und nach den Untersuchungen von Kopsch (45*f*) weiss man, dass sogar bei einem geringen Druck, auf das Ei ausgeübt, Zellgrenzen da wo sie an den Periblast stossen, verschwinden, und neue Zellgrenzen sich nicht bilden. Wo es gerade darauf ankommt, die Abfurchung von Zellen aus dem Periblast zu verfolgen, welche nur durch einer flachen Zellwand vom Periblast abgegrenzt bleiben, so wird man bei Zusammenpressung der Eikapsel erst recht nichts mehr sehen. Auch macht die weite Eikapsel es unmöglich, das Ei in einer be-

stimmten für die Beobachtung günstigen Lage zu fixieren, da auch beim Comprimieren der Eikapsel das Ei selbst seine Beweglichkeit behält.

Dabei ist zweitens diese Abfurchung von Zellen nur im Stadium gleich beim Anfang der Gastrulation und während der ersten Umwachsungsperiode zu erwarten. In den meisten Fällen bekommt man von den Fischern die Eier erst, als die Dotterumwachsung schon mehr oder weniger weit vorgeschritten ist. Dann ist aber die Prostomalverdickung schon gebildet, die Abfurchung von Zellen aus dem Periblast abgeschlossen. Wo die sehr jungen Stadien zur Beobachtung gelangten [1]) habe ich sie sofort fixiert und zu Schnitten verarbeitet, um von dem seltenen Material nichts durch zweifelhafte Experimente zu verlieren. Da wo ich mit der ziemlich schwachen Vergrösserung, welche ich anwenden konnte, ein lebendes Ei in dem jüngsten Stadium beobachtete, konnte ich aus den oben erwähnten Gründen nichts Sicheres feststellen.

Nur die Beobachtung am lebenden Ei wurde absolut *beweisend* sein für die Abfurchung der Zellen der Prostomalverdickung aus dem Periblast. Beim Durchmustern der fixierten und gefärbten Schnittserien scheint aber, wie es oben ausführlich begründet wurde, diese Schlussfolgerung unabweisbar.

Nimmt man nun an, dass die Zellen der Prostomalverdickung, welche das Darmepithel bilden, dem Dottersyncytium, speziell dem Randsyncytium entstammen, so werden manche Sachen klar welche sonst schwer verständlich sein würden.

Erstens ist dann klar, warum bei so eingehendem und von manchen Seiten gepflegtem Studium der Gastrulationsvorgänge bei verschiedenen Teleostiern die Prostomalverdickung so lange unbeachtet blieb, und schliessen sich die verschiedenen Angaben zu einem einheitlichen Ganzen an einander. Ist die Prostomalverdickung ein Produkt der Deckschicht sensu strict (S u m n e r), so müsste sie während der ganzen Umwachsungsperiode an der Oberfläche sichtbar bleiben, und wenigstens beim Anfang der Gastrulation *immer* nachweisbar sein. Entstammen dagegen die Zellen der Prostomalverdickung dem Periblast, so kann sich entweder die Deckschicht secundär über diese Zellen hinweg bis zum Randsyncytium vorschieben, oder aber die Deckschicht bleibt vom Anfang ab mit dem Periblast in Verbindung und die „Entodermbildungszellen", die Zellen der Prostomalverdickung differenzieren sich unterhalb der

[1]) Um die ganz jungen Stadien zu erhalten, bin ich manchmal Morgens früh mit den Fischern mit auf das Meer gegangen, und habe dann die Eier sofort noch in dem Boote fixiert. Da war natürlich von Beobachten der am lebenden Eie sich abspielenden Vorgänge keine Rede.



Deckschicht aus dem Periblast. So sind die Angaben Kowalewski's erklärt, der die Zellen der Prostomalverdickung durchaus richtig zeichnet, aber dabei die Deckschicht immer über diese Zellen hinwegziehen sah. Ein so wichtiger Vorgang, wie die Bildung der Prostomalverdickung durch Vergrösserung und Theilung der Deckschichtzellen würde doch wohl Kowalewski nicht entgangen sein.

Ich erinnere hier an die oben citierten Sätze von Virchow, der am hinteren Blastodermpole beim Anfang der Gastrulation grosse Zellen fand, welche nach der Beschaffenheit ihres Protoplasma und ihrer Kerne syncytische Merkmale hatten (vergl. S. 37), und an die Angabe von Mc. Intosh und Prince, dass die Verdickung am hinteren Blastodermpole aus Hypoblast- und Periblastzellen bestehe. So sah auch Berent die Zellen der Prostomalverdickung, von ihm „Entodermbildungszellen" genannt, zwar in frühen Stadien mit der Deckschicht zusammenhangen, aber sie werden nach ihm durchaus nicht durch Umschlag der Deckschicht gebildet.

Zweitens würde doch eine Bildung von Darmepithel aus eine so *exquisit ectodermale Bildung* wie die Deckschicht an und für sich wenig wahrscheinlich sein.

Wo eine totale inaequale Furchung besteht, da wird immer das Darmepithel aus den vegetativen Zellen gebildet, auch wenn Chorda und Mesoderm ihre Entstehung den Mikromeren verdanken. So ist die Angabe Lwoff's (51), dass in der Gastrula des Amphioxus die Zellen der dorsalen Platte, welche Chorda und Mesoderm liefern, vom Anfang ab sich von den grösseren, mehr Dotterkörnchen enthaltenden ventralen Zellen, welche das Darmentoderm liefern, unterscheiden, durch die neueste schöne Arbeit von Morgan und Hazen (57) vollkommen bestätigt. Und was die anderen dotterhaltigen Eier der niederen Vertebraten anbelangt, so ist durch die Untersuchungen von Hatta, Kupffer, Goette für die Cyclostomen, von Bashford Dean, Virchow, Sobotta, Sumner für Ganoiden, von Lwoff für Selachier, von Goette, Schultze, Brauer für Amphibien, um nur einige Arbeiten herauszugreifen, die Bildung des Darmentoderms aus den vegetativen Zellen bewiesen worden. Die ganze Litteratur hier zu berücksichtigen, hätte keinen Sinn und würde zu weit führen. Nur einige neuere Arbeiten möchte ich noch besonders hervorheben; so an erster Stelle die geistvollen Arbeiten von August Brauer über die Keimblätterbildung bei den Gymnophionen Hypogeophis. Denn durch diese Untersuchungen ist für diese Amphibien klargelegt, dass Chorda-Mesodermanlage einerseits und Darmentodermanlage andererseits volkommen

getrennt sich entwickeln, die Chorda und das Mesoderm aus den animalen Zellen durch Umschlag, das Darmentoderm aus den vegetativen Zellen. Dasselbe war von Lwoff (51) für den Axolotl behauptet: auch hier ein umgeschlagener Theil, der Chorda und Mesoderm liefert und eine völlig unabhängig davon sich aus den vegetativen Zellen entwickelnde Zellenschicht, welche das Darmentoderm liefert. Von Brauer wurden diese Angaben vollkommen bestätigt.

So möchte ich hier auch an die interessanten Angaben von Schauinsland (72) über die Keimblätterbildung bei Hatteria erinnern; auch hier sind nach diesem Autor die Beziehungen der Chorda zum Entoderm durchaus secundärer Natur, und das gesammte Epithel des bleibenden Darmes verdankt einzig und allein seine Entstehung dem Entoderm, das im Grunde genommen eine völlig einheitliche Entwickelung aufweist.

Die Auffassung, dass die Chorda- Mesodermanlage durchaus von der Darmentodermanlage zu trennen sei, und also diese zwei Phasen der Gastrulation scharf von einander getrennt werden müssen, hat zuerst Lwoff in consequenter Weise durchzuführen versucht. Wenn man nun auch seine Betrachtungsweise und seine Nomenclatur nicht immer für richtig halten kann, ein Hauptverdienst seiner Arbeit bleibt doch, diese Thatsache ins helle Licht gestellt und als Ausgangspunkt seiner ganzen Untersuchung genommen zu haben. Und eine schönere Bestätigung seiner Angaben und Ausführungen als die oben erwähnten Untersuchungen von Brauer und Morgan and Hazen, lässt sich kaum denken.

Auch möchte ich noch daran erinnern, dass für die Säuger von Keibel (43 *a*, *b*) derselbe Verlauf der Gastrulation in zwei Phasen behauptet wird, und dass in neuester Zeit auch Hubrecht[1]) für Tarsius spectrum die Auffassungen Lwoff's völlig zustimmt.

Dass auch bei den Teleostiern eine derartige Trennung besteht, und dass das Darmentoderm sich selbständig aus den Dotterzellen, den vegetativen Zellen[2]), bildet, während Chorda und Mesoderm sich durch Umschlag aus den animalen Zellen bilden, habe ich in diesem Abschnitt zu zeigen versucht. Wie sich die Chorda aus dem Mesoderm herausdifferenziert, wie sich die Prostomalverdickung beim Schluss des Dotterloches und bei der Bildung der Kupffer'schen Blase verhält, werde ich im folgenden Abschnitt auseinandersetzen, um so den ganzen Prozess der Gastrulation zusammenfassen zu können.

---

[1]) Verh. Zool. Cong. Berlin. 1901.

[2]) Hier durch den Periblast representiert.

Nur muss ich hier noch die Beziehungen der Prostomalverdickung zu dem Schwanzknopf, der am Hinterende des Embryonalschildes beim Anfang der Gastrulation auftretenden circumscripten Erhebung, welche, von Oellacher an von allen Autoren erwähnt, besonders durch die Untersuchungen von Kopsch in den Vordergrund der Betrachtung gerückt ist, kurz berücksichtigen. Zweifellos hat die Prostomalverdickung einen grossen Antheil an der Bildung des Schwanzknopfes, ihre Ausdehnung wird jedoch nicht durch die Prostomalverdickung bestimmt. Auf Grund seiner wichtigen Anstichversuche an Salmoniden-Eier bestätigte Kopsch die besonders von Ziegler und Virchow vertretene Ansicht, dass der Knopf das hintere Ende des Embryos vorstellt and dass von ihm aus die Bildung des embryonalen Körpers stattfindet, und stellte die Hypothese auf, dass der Knopf sich aus zwei getrennten Anlagen, die in der Medianlinie zusammenkommen, bilde. Nach dieser Auffassung musste nun auch die Prostomalverdickung sich aus zwei getrennten Anlagen entwickeln. Davon liessen sich nun bei meinen Praeparaten nur Spuren auffinden, welche in einer allmähligen Concentration der erst sehr breiten Anlage auf die Medianlinie zu und einer confluirenden Bewegung der Zellen der Prostomalverdickung dabei bestanden. Von dieser confluirenden Bewegung der Zellen giebt Fig. 27 ein Bild, aber ich muss sofort hinzufügen, dass die mediane Lücke, welche in der Prostomalverdickungsanlage vorhanden zu sein scheint, sich nur auf diesem Schnitt zeigte, also nur auf einer Einbuchtung, die Andeutung einer Invagination beruht.

Bei der Besprechung der Gastrulation werde ich noch weiter hierauf zurückkommen müssen.

D. *Umwachsung des Dotters.*
Bildung der Kupffer'*schen Blase und Schluss des Blastoporus.*
Gastrulation der Teleostier.

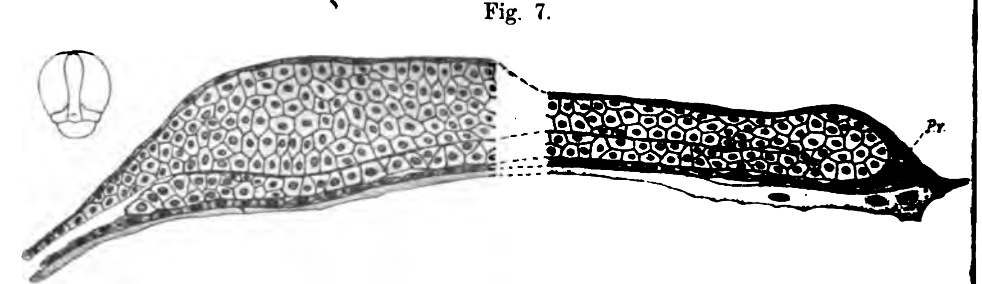
Während der Dotterumwachsung bleibt die Prostomalverdickung in derselben Form wie sie Fig. 22*a* auf Tafel 2 und Tekstfigur 7 zeigen, bestehen (c. f. Sumner). Die Abfurchung von Zellen aus dem Periblast hört auf. Von jetzt an hat der Periblast nur die Function eines Dotterorgans (Virchow) und nimmt keinen Anteil mehr am Aufbau des Embryos. Es zeigt sich eine rege Zellteilung in den Zellen der Prostomalverdickung und des Darmentoderms, wel-

che für die Verlängerung und Vergrösserung derselben auszureichen scheint. Die Zellen des Darmentoderms behalten aber noch ziemlich lange eine dunklere, mehr der Farbe des Periblastes ähnliche Farbe bei. Auch enthalten sie etwas mehr Dotterkörnchen als die anderen Blastodermzellen und sind etwas lockerer gefügt, wenigstens in den ersten Stadien der Dotterumwachsung.

Von einer *medianen Lücke* in der Darmentodermschicht unterhalb der Chorda, wie es so manchmal geschildert wurde, habe ich keine Spur finden können. Unter der sich bildenden Chorda konnte ich immer, so auf Quer — wie auf Längsschnitten, die Darmentodermzellen nachweisen (Tekstfigur 8—10).

Ich muss hier aber nochmals betonen, dass es nicht immer gelang die Schichten des Mesoderms und des Darmentoderms scharf in ihrer ganzen Ausbreitung von einander abzugrenzen. Wenn die Zellen des Mesoderms auch Dotterkörnchen in grösserer Menge enthalten, sieht man ja zwei Zellenlagen, von welchen die obere dicker ist als die untere, und von welchen die Zellen der unteren Schicht etwas lockerer gefügt sind als die der oberen, wobei man aber nicht von jeder Zelle sagen kann, diese Zelle gehört dem Mesoderm, jene Zelle dem Entoderm an. Wo man nun aber in andern Praeparaten die zwei Anlagen scharf trennen und das Darmentoderm bis in die Prostomalverdickung verfolgen kann, da glaube ich, dass man mit gutem Rechte behaupten kann, auch in den nicht deutlichen Praeparaten sei die Trennung volkommen und wäre in späteren Stadien wieder zu vorschein getreten, auch hier sei es nur ein etwas in einander greifen der Zellen der beiden Zellsystemen, und nicht eine völlige Vermischung, woraus dann später

Fig. 7.



Med. Längsschnitt durch Kopf und Rumpf eines Embryos von Mur. N°. 1 mit noch ziemlich weit geöffnetem Blastoporus.

wieder Mesoderm und Darmentoderm *neu* gebildet werden.

In der Rumpfgegend war die Trennung immer viel schärfer ausgeprägt als am Kopfe. Ich besitze aber Praeparate, wo man die

beiden Schichten, das Darmentoderm und das Mesoderm (sammt der Chorda) bis ins vordere Kopfende unterscheiden kann.

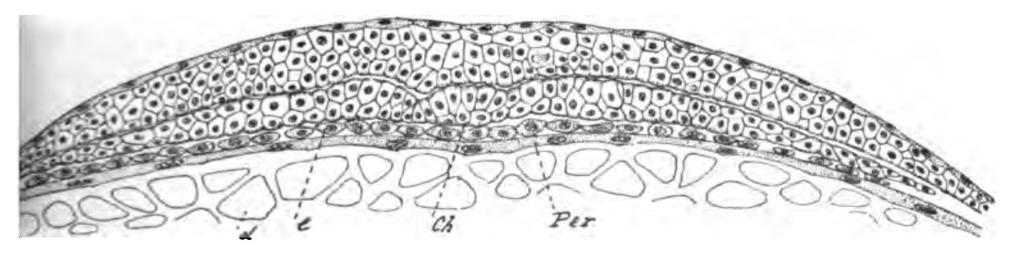
In Tekstfig. 7 ist ein solcher medianer Längsschnitt durch einen Embryo vorgestellt, wo der Blastoporus noch nicht geschlossen war, wie es in der kleinen Skizze links oben von der Figur angegeben ist. Man sieht die Prostomalverdickung, deren Uebergang in das Darmentoderm, den Uebergang der Chorda in die vordere Mesodermanschwellung, darunter das Darmentoderm.

Differenzierung der Chorda.

Schon als die Dotterumwachsung nur bis an den Aequator vorgeschritten ist, und das Embryonalschild noch flach und stark in der Breite ausgedehnt ist, fängt die Mittelplatte sich aus dem medianen Teil des Mesoderms heraus zu differenzieren an. Die Differen-



Fig. 8.



Querschnitt durch die Rumpfgegend einer Embryonalanlage von Mur. N⁰. 1. Dotter bis auf ein Drittel umwachsen. per = Periblast. e = Darmentoderm. ch = Chordaanlage (Mittelplatte) d = Dotterkugel. Vergr. = 100.

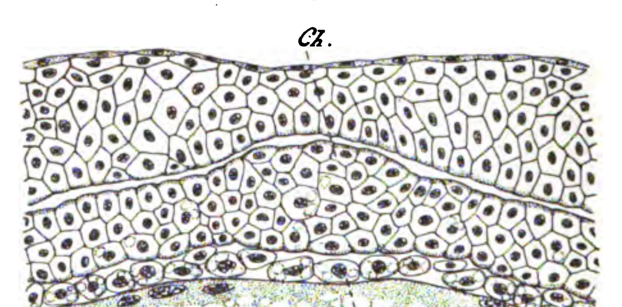
zierung fängt im hinteren Abschnitt der Embryonalanlage an, und ist auch in späteren Stadien hinten weiter vorgeschritten als mehr nach vorn. Sie wird eingeleitet durch eine Concentration der Mesodermzellen nach der Medianlinie hin, sodass da eine compactere Zellmasse gebildet wird, welche durch eine etwas dünnere Uebergangszone mit den jetzt paarig erscheinenden Mesodermstreifen verbunden ist.

Schon jetzt (Tekstfig. 9, Umwachsung bis auf den Aequator) ist die obere Grenze der Zellgruppe, welche den Querschnitt der Chordaanlage vorstellt, ein wenig concav nach unten gebogen. Das wird noch stärker in den folgenden Stadien (Tekstfig. 8 und 10, Umwachsung etwas weiter vorgeschritten). Zu einer vollkommenen Ausbildung der Halbmond- und Hufeisenform, wie wir sie bei anderen Wirbelthierklassen sehen, kommt es hier nicht. Bei der soliden, massiven Entwickelung, wie sie uns überall bei den Teleostiern entgegentritt, wäre die Bildung eines Chordakanales nicht zu erwarten. Die Verschie-

bung der Zellen lässt aber eine Annäherung an einen solchen Prozess erkennen. Die seitlichen Zellen schieben sich noch weiter nach unten vor, bis die Chorda auf dem Querschnitt eine annähernd runde Form erhalten hat. Sie wird nicht völlig kreisrund, sondern bleibt etwas abgeflacht. Diese Abflachung wird in den späteren Stadien (d. h. zur Zeit des Blastoporusschlusses) noch stärker. Dann erscheint die Chorda nicht mit der Concavität nach unten, sondern nach oben abgeplattet und gekrümmt. Das Centralnervensystem, das erst flach ausgebreitet war, hat sich nähmlich immer mehr auf die Medianebene concentrirt, ist zu einem keilförmig sich nach unten drängenden Strang geworden, und drängt die Chorda nach unten gegen das Entoderm.

Die Umwandlung der Chordastructur in den folgenden Stadien der Entwicklung bis zur völligen Ausbildung der Vacuolisation, das Verhalten der Centrosomen und der Protoplasmastructuren habe ich an anderer Stelle (12 *b*) ausführlich beschrieben. Diese Beschreibung gehört auch in dieser Abhandlung nicht zu Hause; uns interessiert hier nur, dass die Chorda sich auf oben beschriebene Weise aus dem umgeschlagenen Teil des Blastoderms, aus dem mittleren Keimblatt herausdifferenziert.

Fig. 9.



Querschnitt durch die Rumpfgegend eines etwas jüngeren Stadiums. Dotter bis zur Hälfte umwachsen.
Verg. = 100.

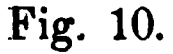
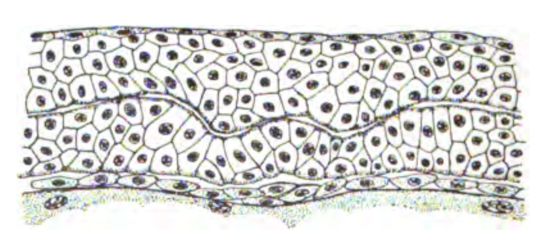


Fig. 10.



Gleichaltriges Stadium der Fig. 8.
Vergr. = 100.

Diese Differenzierung schreitet nach vorn bis in die Gegend des

vierten Ventrikels weiter. Mehr nach vorn tritt erst in späteren Stadien eine Differenzierung ein. Die Resultate dieser Differenzierung des Mesodermes habe ich ganz kurz schon in einer vorläufigen Mittheilung (12*a*) veröffentlicht. Da sie aber zu der speziellen Entwicklungsgeschichte des Kopfes in engster Beziehung stehen, werde ich sie hier nicht weiter behandeln, und sie für einen späteren Abschnitt aufbewahren.

Kehren wir zu den frühen Stadien zurück: gleichzeitig mit der Bildung des Medullarstranges hat sich auch das *Mesoderm* an beiden Seiten der Chorda mehr auf die Medianebene concentrirt und bildet zwei Streifen, welche auf Querschnitten eine dreieckige Form haben. Die lateralen Ecken dieser Dreiecken schliessen sich in immer länger ausgezogener Form dem Ectoderm an und werden im Anfang durchaus von *einer* Zellenreihe gebildet. Auch diese Erscheinung, welche mit der Ausbildung des Blutgefässystems und der Coelomhöhle zusammenhängt, werde ich in einem späteren Abschnitt behandeln.

Die Mesodermstreifen fangen erst spät an, sich in Urwirbel zu gliedern. Zur Zeit des Blastoporusschlusses haben sich nur 5 bis 10 Paar Urwirbel gebildet, während bekanntlich bei den Salmoniden die Zahl des zur Zeit des Verschlusses des Blastoporus gebildeten Urwirbel nach Henneguy 18 bis 26, nach Kopsch 18 bis 28 Paar beträgt.

Wie bei den Salmoniden (und anderen Knochenfischen) so findet auch hier die Differenzierung der Mesodermstreifen in Urwirbel nicht immer gleich früh und gleich schnell statt. Daher die schwankende Zahl der Urwirbel im Augenblick des Dotterlochschlusses.

Aus denselben Gründen sind zuverlässige Angaben über die Unterschiede bei den verschiedenen Muraenoiden-Arten nicht zu geben. Ein deutlicher Zusammenhang zwischen früheren oder späteren Ausbildung der Urwirbel und späteren Zahl der Urwirbel der ausgewachsenen Vorlarven liess sich nicht feststellen.

Die Differenzierung der Urwirbel findet in der für die Salmoniden in neuester Zeit besonders von Swaen und Brachet (87) eingehend beschriebenen Weise statt. Eine intermediäre Zellmasse ist im Anfang noch nicht nachzuweisen. Die Differenzierung der Urwirbel schreitet, wie üblich, von vorn nach hinten weiter. Der erste völlig ausgebildete Urwirbel liegt etwas nach hinten von der späteren Ohrbläschengegend. Mehr nach vorn ist der Mesodermstreifen erst unsegmentiert, fängt aber schon ungefähr zur Zeit des Blastoporusverschlusses sich ebenfalls in Segmente zu gliedern an. Auch das gehört jedoch in einem späteren Abschnitt zu Hause.

Recapitulation: Zur Zeit der Schliessung des Dotterloches und Ausbildung der Kupffer'schen Blase besteht also der Embryo aus drei Systemen.

Das *Ectoderm* hat sich schon zu dem soliden Medullarstrang differenziert, der als ein keilförmiger Strang nach vorn verläuft und da in die verdickte, jetzt ebenfalls noch solide Anlage des Gehirns übergeht.

Darunter hat sich die *Chorda* schon vollkommen differenziert; mehr nach hinten noch aus mehr als einer Zellenschicht aufgebaut, ist sie mehr nach vorn meist schon in dem „Zellensäulestadium" (vergl. 12*b*). In der Gegend des vierten Ventrikels verjüngt sie sich und setzt sich als ein erst aus zwei, später aus einer Zellenreihe (im Längsschnitt) bestehender flacher Streifen unterhalb des Infundibulums in die vordere Mesodermmasse (praeoraler Darm Jablonowski) fort.

An den beiden Seiten der Chorda finden sich die zwei *Mesodermstreifen*, im mittleren Teil des Embryos zu Urwirbel differenziert. Mehr nach vorn stehen diese Mesodermstreifen noch beiderseits mit der verjüngten Fortsetzung der Chordaanlage in Verbindung.

Unterhalb der Chorda und des Mesoderms streckt sich das *Darmentoderm* als eine flache Zellschicht durch den ganzen Embryo bis in die vordere Kopfgegend fort. Ungefähr in der Mitte der Länge des Embryos sind die Entodermzellen hoch cylinderförmig und fangen schon an sich nach unten umzuschlagen zur Bildung des hier so eigenthümlich erweiterten Magens. In dem vor dem Gehirn gelegenen Abschnitt des Kopfes ist das Entoderm meistens nicht deutlich von der vorderen verdickten Mesodermmasse zu trennen.

Die Kupffer'*sche Blase. Dotterlochschluss.*

Die umfangreiche Litteratur über dieses von Coste zuerst abgebildete, von Kupffer (47*a b*) zuerst beschriebene, von Henneguy eingehend studierte Gebilde ist neuerdings von Kopsch (45*g*) sehr ausführlich zusammengestellt und referiert. Ich brauche sie deshalb hier nicht zu referieren.

Nur die Sumner'sche Arbeit, von Kopsch nicht referiert, werde ich hier anführen. Wie schon auf Seite 38 angegeben wurde, hat Sumner die auch von Kowalewski behauptete Bildung dieser Blase aus der von ihm als „prostomal thickening" beschriebenen Zellgruppe nicht nur bei den Teleostiern, sondern auch bei den Ganoiden (Amia) nachgewiesen; die schon von Raffaele (64*a*) beobachtete zeitweilige Communication der Kupffer'schen Blase mit der Aussenwelt bei den Muraenoiden hat er eingehend beschrieben, und da, wo keine offene Invagination besteht, doch die Bil-

dung der Kupffer'schen Blase innerhalb der von der Deckschicht gelieferten „prostomal thickening" nachzuweisen versucht.

Nach ihm ist die Kupffer'sche Blase das erweiterte innere Ende der „Prostoma", und wird in der Prostomalverdickung gebildet, sobald diese durch das Aufhören der Concrescenz und die Bildung der Schwanzknospe von dem übrigen Blastoderm fortgedrängt ist (man vergleiche das auf Seite 176 Gesagte).

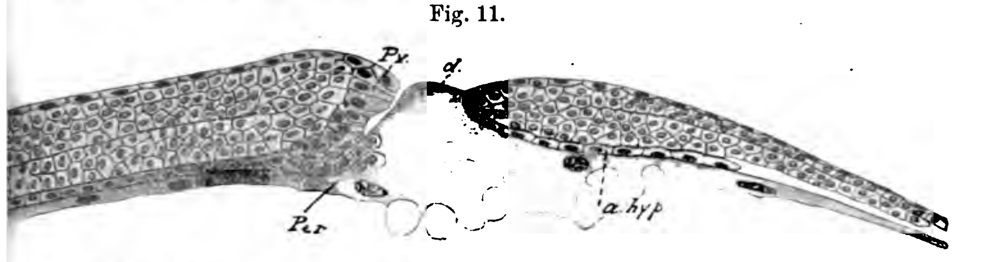
Sie ist homolog mit dem postanalen Darm der Selachier, während das neurenterische Kanal durch die offene Communication bei den Muraenoiden, durch die solide Masse der Prostomalzellen bei den übrigen Teleostiern gebildet wird.

Die Function der Kupffer'schen Blase ist wahrscheinlich eine nutritorische (S. 76. c. f. Ziegler 84*d*). Schon in einer früheren Arbeit (78*b*) sprach Sumner die Ansicht aus, die Kupffer'sche Blase sei ein larvales Digestivorgan. Mikrochemische Experimente gaben jedoch ein negatives Resultat (78*d*. S. 77).

Schliesslich sei noch erwähnt, dass Sumner bei der Besprechung der Beziehung der Prostomalverdickung zu den Keimblättern, von dem Dotterlochschluss sprechend, sagt: „there is certainly one region of the blastoderm, where the hypoblast originates quite independently of any connection with the prostomal invagination, namely, the „non embryonic" part of the germring. Shortly before the blastopore closes, that part of the blastoderm forming its now posterior margin (in Noturus and Muraena?) is seen to be differentiated into all three germ-layers. Virchow describes this condition in the trout and I (Sumner) have allready recorded it for Noturus" (l. c. S. 60).

Mit dem letzten Punkte werde ich anfangen, denn wenn auch die Bildung der Kupffer'schen Blase aus der Prostomalverdickung vollkommen richtig beschrieben ist, so hat Sumner sich hier jedoch geirrt. Es ist richtig, dass *sobald das Dotterloch eben noch eine*

Fig. 11.



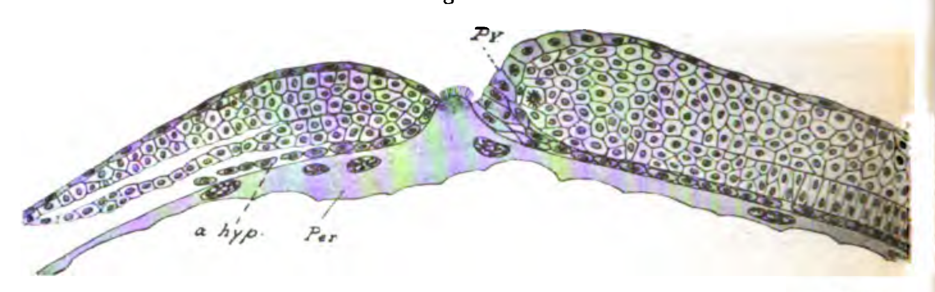
Medianschnitt durch den sich schliessenden Blastoporus eines Mur. N°. 2 Embryo. Frühe Bildung der Kupffer'schen Blase.
Pv. = Prostomalverdickung. d. = Periblastpropf. a. hyp. = ausserembryonales Hypoblast.

Fig. 12.



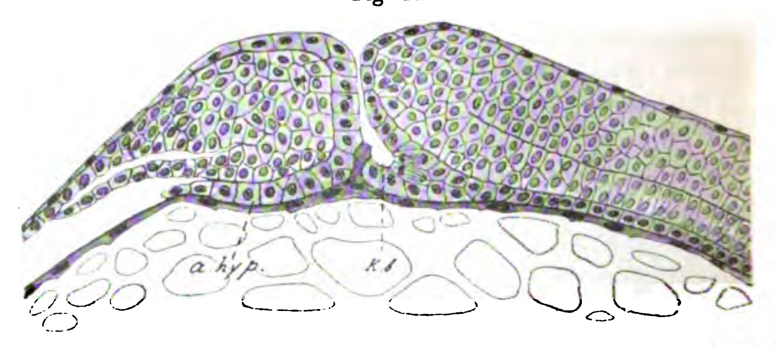
Medianschnitt durch den eben geschlossenen Blastoporus eines Mur. N°. 2 Embryo. Kb. = Kupffer'sche Blase; bei x Cilienbesatz des Periblastes. Ausserembryonales Hypoblast in die Deckschicht übergehend.

Fig. 13.



Dasselbe Stadium der Fig. 11 bei einem Mur. N°. 1 Embryo. Die Prostomalverdickung (P.v.) noch nicht invaginiert.

Fig. 14.



Bildung der Kupffer'schen Blase bei einem Mur. N°. 1 Embryo. Die Blase fast ganz von Epithel bekleidet. Ausserembryonales Hypoblast in die Deckschicht übergehend.

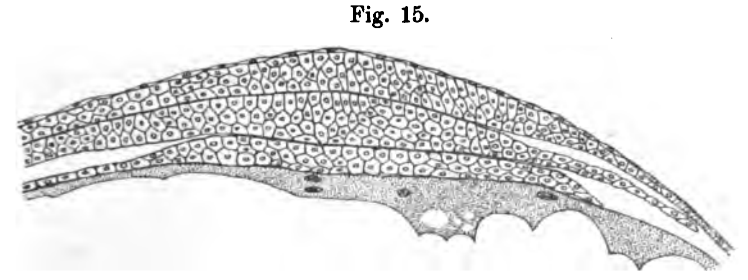
ganz kleine Oeffnung ist, auch an der Hinterseite des Dotterloches der Keimring aus drei Schichten besteht. Auch hier ist aber die un-

tere, dem Periblast anliegende Schicht aus der Prostomalverdickung hervorgegangen.

Der Zusammenhang dieser Entodermschicht mit den Deckschichtzellen und die Unabhängigheit von dem umgeschlagenen Teil der ventralen Blastoporuslippe geht zur Genüge aus den Tekstfiguren 11 bis 15 hervor, welche Längsschnitte durch den sich eben schliessenden Blastoporus vorstellen und die Bildung der Kupffer'schen Blase illustrieren sollen. Die Schnitte sind nicht schematisiert. Nur ist die Fig. 14 aus zwei aufeinander folgenden Schnitten combiniert, da hier nicht vollkommen richtig orientiert war. Jede Zelle ist aber genau so gezeichnet, wie sie sich im Praeparat vorthat.

Man sieht den Zusammenhang des ausserembryonalen Hypoblastes (a. hyp.) mit den Deckschichtzellen; nur durch den Dotterpropf (d) sind diese Zellen von den Zellen der eigentlichen Prostomalverdickung, welche die Wand der Kupffer'schen Blase bilden, getrennt. Dieser Dotterpropf ist aber in diesem Stadium nur wenige μ breit, erstreckt sich nur über einige Schnitten. Sobald nun in den mehr seitlich geführten Schnitten der Dotterpropf nicht mehr sichtbar ist, sieht man den vollkommenen Zusammenhang dieses ausserembryonalen Hypoblastes mit dem aus der Prostomalverdickung hervorgegangenen Darmentoderm. Hiervon giebt Tekstfigur 15, demselben Praeparate als Tekstfig. 12 entnommen, ein deutliches Bild. Auch Querschnittserien durch den sich schliessenden

Fig. 15.

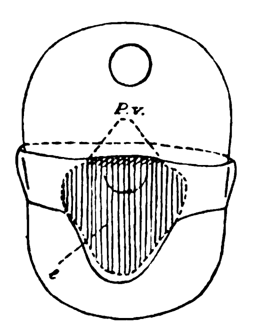


Längsschnitt durch dasselbe Ei der Fig. 12, seitlich von dem sich schliessenden Blastoporus. Vergl. × 75.

Blastoporus lassen dasselbe mit voller Sicherheit erschliessen. Aus einer solchen Querschnittserie sind zwei Schnitte in den Figg. 34 und 35 gezeichnet, welche aber nur die Unabhängigkeit des Darmentoderms vom Mesoderm und den Zusammenhang mit der Deckschicht demonstriren. In dem durch den Blastoporusgang geführten Schnitt der Fig. 34 sieht man ausserdem die seitliche Ausbreitung des Darmentoderms, welche da eben so breit ist als in dem um 15 μ mehr nach vorne geführten Schnitt der Fig. 35, wel-

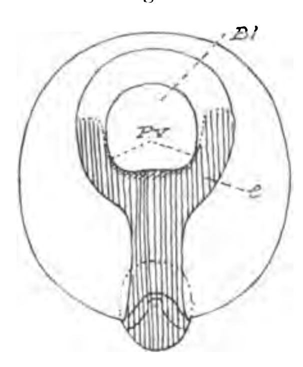
cher das Bild der Kupffer'schen Blase im Querschnitt giebt. Wie auch Virchow und Sumner angeben, ist *nur in den letzten Stadien der Dotterumwachsung* dieses ausserembryonale Hypoblast an der der Embryonalanlage gegenüberliegenden Blastoporuslippe nachzuweisen. Bis dahin sind da nur zwei Schichten, Ectoderm (sammt Deckschicht) und Mesoderm vorhanden.

Fig. 16.



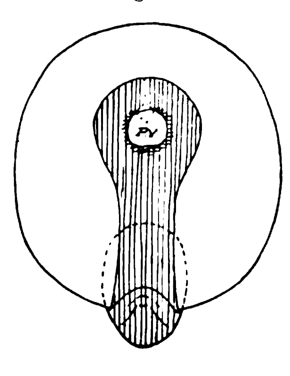
Die Strichellung giebt die Ausbreitung des Entoderms an.
e = Entoderm.
p.v. = Prostomalverdickung.

Fig. 17.



Bl. = Blastoporus.

Fig. 18.



Damit ist auch die Erklärung für den Zusammenhang dieser spät auftretenden dritten Schicht mit der Prostomalverdickung gegeben. Die Prostomalverdickung ist ziemlich breit. Bei noch weit geöffnetem Blastoporus, als das Darmentoderm noch als eine breite flache Zellenschicht sich unter der Chorda-Mesodermanlage ausbreitet, hat die eigentliche Prostomalverdickung, wo das Darmentoderm mit der Oberfläche zusammenhängt, eine nur um weniges geringere Breite (Schema Fig. 16). An beiden Seiten schiebt sich nun im hinteren in den Randring ubergehenden Teil der Embryonalanlage die Entodermschicht allmählig weiter vor. Ob sich dabei auch hier noch Entodermzellen aus dem Periblast abfurchen (unterhalb der Deckschicht) kann ich nicht bestimmt angeben. Jedenfalls wird da das Entoderm breiter als die Prostomalverdickung. Wird nun der Blastoporuskreis kleiner, so schiebt sich erst dieses Entoderm und später die mit der Deckschicht zusammenhängende Prostomalverdickung gleichsam um das Dotterloch herum (Schema Figg. 17und 18), bis erst die seitlichen Ränder dieses Darmentoderms sich vereinigen, und man das Bild der Tekstfig. 13 erhält, wo die ventrale Blastoporuslippe aus drei Schichten besteht, aber die untere Schicht nicht mit der Deckschicht in Verbindung steht, und später bei sehr engem Blastoporus auch die Prostomalverdickung das Dotter-

loch umschliesst, und man das Bild der Tekstfig. 12 und 14 erhält, wo auch an der ventralen Blastoporuslippe das Darmentoderm mit der Deckschicht zusammenhängt.

Was die Bildung der Kupffer'schen Blase innerhalb der Zellen der Prostomalverdickung (resp. von diesen und dem Periblast begrenzt) und die Communication der sich bildenden Blase mit der Aussenseite anlangt, so konnte ich die diesbezüglichen Angaben Sumner's völlig bestätigen. Aus den Tekstfiguren 12 und 14 und dem Querschnittsbilde der Fig. 34 Tafel 3 geht das zur Genüge hervor. Es finden sich aber, was von Sumner nicht beachtet wurde, bei den verschiedenen Muraena-arten bemerkenswerthe Unterschiede in dem Zeitpunkt, auf welchem die Bildung der Kupffer'schen Blase einen Anfang nimmt. Unterschiede welche dahin führen, dass die Blase entweder fast allseitig vom Epithel oder theilweise vom Periblast begrenzt wird.

In der vorläufigen Mittheilung (12*a*) habe ich diese Unterschiede schon erwähnt; nur steht da irrthümlicherweise Mur. N°. 3 anstatt neben Mur. N°. 2, neben N°. 1 was ich bei der Correctur übersehen hatte.

Die Kupffer'sche Blase bildet sich durch Invagination der Prostomalverdickung, oder vielleicht besser gesagt, durch Ueberwachsung der Prostomalverdickung durch die Schwanzknospe. Diese Ueberwachsung kann sich nun schon kennbar machen bei noch ziemlich weit geöffnetem Blastoporus (Tekstfig. 11). Es bildet sich dann schon bei geöffnetem Blastoporus eine Kupffer'sche Blase und diese ist dorsal von den cylinderförmigen Zellen der Prostomalverdickung, ventral von dem Periblast begrenzt. (Tekstfig. 12).

So geschieht es bei Muraena N°. 2, N°. 3(?) und N°. 4.

Ober aber die Prostomalverdickung bleibt als solche bis zum Schluss des Blastoporus bestehen (Tekstfig. 13), und erst als der Dotterpropf ganz minimal geworden ist, und das Dotterloch beinahe ganz vom Epithel überwachsen ist, wird die Kupffer'sche Blase gebildet. Diese ist dann nahezu allseitig von Epithel begrenzt (Tekstfig. 14).

So geschieht es bei Muraena N°. 1.

Für die anderen Muraena-arten (N°. 5 bis 9) habe ich keine zuverlässigen Data sammeln können.

Und auch für Mur. 1 bis 4 sind die Unterschiede nur quantitativ und bieten Uebergänge dar, welche vielleicht ohne scharfe Grenze von der einen Art auf die andere überführen. Ich habe diese Unterschiede hier erwähnt, weil sie zeigen, wie durchaus von secundärer Wichtigkeit die Frage der allseitigen oder theilweisen Begrenzung der Kupffer'schen Blase mit Epithelzellen ist.

Bei den *Salmoniden* ist diese Blase allseitig von Epithel begrenzt (Henneguy, Virchow), bei manchen pelagischen Arten wo die Entwickelung schnell vor sich geht, grenzt sie ventralwärts an dem Periblast. Hier, bei den Muraenoiden hat man pelagische Eier mit schneller Entwickelung, wo sich beide Formen finden. So zeigte mir an der andern Seite einiges schön conservierten Material von Gobius Capito, das ich der Freundlichkeit des Dr. Godlewski's verdanke, eine sehr geräumige Kupffer'sche Blase *ventralwärts vom Periblast begrenzt*, und doch entwickeln sich die festsitzenden Eier von Gobius Capito langsam, und schlüpfen die Embryonen erst nach einigen Wochen aus dem Ei.

Noch eine Beobachtung möchte ich hier folgen lassen, weil sie von Wichtigkeit ist für das Bestimmen der *Richtung*, in welcher der Blastoporus sich schliesst.

In dem Abschnitt über die Entwickelung der äusseren Körperform habe ich beschrieben, wie man mit Wahrscheinlichkeit den Oeltröpfen eine feste Lage im Dotter während der Dotterumwachsung zuschreiben darf; und wie man dann zu demselben Resultat kommt als Kowalewski und Wilson, nähmlich dass während der Dotterumwachsung der hintere Blastodermpol bis zu einer gewissen Grenze als ein fester Punkt betrachtet werden darf. Wie geschieht nun aber der definitive Schluss des Blastoporus? Bleibt die dorsale Blastoporuslippe an derselben Stelle stehen oder überwächst die Schwanzknospe die sich auf diese Weise invaginierende Prostomalverdickung? Wie verhält sich dabei die ventrale Blastoporuslippe?

Ob die dorsale Lippe ihre Stelle ändert, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Die Bilder scheinen mir darauf hin zu deuten, dass sie nur um ein Geringes sich nach hinten verschiebt.

Unzweideutig geht aber aus den Schnittbildern eine *Verschiebung der ventralen Blastoporuslippe nach vorn* hervor. Denn die oben (S. 164) beschriebene dunklere Partie des Periblastes, die erst horizontal über das enge Dotterloch ausgebreitet ist, wird bei der Bildung der Kupffer'schen Blase des erstbeschriebenen Typus so nach vorn gedrängt, dass sie sich ganz vertical stellt (Tekstfig. 12 bei x). Auch bei dem zweiten Typus der Kupffer'schen Blase konnte ich in manchen Praeparaten etwas derartiges constatieren.

Von Reinhard (67) wird das Epithel der Kupffer'schen Blase vom Periblast abgeleitet, und das Darmentoderm bildet sich nach diesem Autor aus den Zellen der Blasenwand. Nun habe ich zwar auch eine Entstehung der Prostomalverdickung und damit der Wand der Kupffer'schen Blase aus dem Periblast zu zeigen versucht, aber auf eine ganz andere Weise. Der Deutung von Reinhard

kann ich durchaus nicht beistimmen. In dem Zeitpunkt, als die Kupffer'sche Blase gebildet wird, ist von einer Ablösung von Zellen aus dem Periblast zur Bildung des Darmentoderms gar keine Rede mehr, und das Darmentoderm ist schon vollkommen fertig. Zwar sind bei der Bildung der Blase unterhalb derselben eine Menge Kerne im Periblast zerstreut (Fig. 35) [1]), von einem Uebergang dieser Kerne mit dem umgebenden Protoplasma als Zellen in die Wand der Blase liess sich auch bei genauer Untersuchung einer grossen Anzahl von Stadien nichts auffinden. Die Abgabe von Zellen aus dem Periblast an dem Keim, welche das Darmentoderm bilden, hört nach der Bildung der Prostomalverdickung beim Anfang der Gastrulation höchstwahrscheinlich auf.

Ueber die Funktion der Kupffer'schen Blase (denn dass sie im ersten embryonalen Leben eine wichtige physiologische Rolle spielen muss, ist zweifellos [2])) werde ich nach dem auf Seite 168 Gesagten nicht weitere Vermuthungen aufstellen.

Der *Gastrulationsprozess.* Fassen wir zum Schluss den ganzen Gastrulationsprozess zusammen.

Die Auffassung der Teleostier-Gastrulation ergiebt sich aus den mitgetheilten Beobachtungen von selbst. Sie weicht von der üblichen Auffassung erheblich ab, ist aber, wie ich glaube, durchaus in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der neueren Untersuchungen auf diesem Gebiete bei den angrenzenden Thierclassen.

Die klare und vollständige Uebersicht, welche Keibel (43*b*) in seinem Referat über den Gastrulationsprozess bei den Wirbelthieren in dem letzten Bande der „*Ergebnisse*" von Merkel und Bonnet im Jahre 1901 gegeben hat, macht ein Aufzählen der in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über den Gastrulationsprozess durchaus überflüssig. Ich werde dann auch nur einzelne Arbeiten herausgreifen um die Streitfragen klar zu legen. Abgesehen von Autoren, die wie Samassa (71) den dotterreichen Eiern der Selachier und Teleostier eine Gastrulation überhaupt absprechen, und sowohl primäres als secundäres Entoderm sich durch Abspaltung, Delamination, bilden lassen, fassen die meisten neueren Autoren die Gastrulation der Teleostier in dem Sinne von Ziegler und Wilson auf, dass aus dem sich durch Umschlag (und partielle Delamination) am Hinterende der Embryonalanlage in das

[1]) Ein fast vollkommen gleiches Bild zeichnet *Jungersen* von der Kupffer'schen Blase bei Zoarces vivipara. Auch er meint, der Periblast giebt da Zellen an die Wand der Blase ab (l. c. S 320).

[2]) c. f. Sumner, Ziegler.

Innere des Eies vorschiebende Zellzunge sich Chorda und Mesoderm und durch Abspaltung das Darmentoderm bilden. Kopsch (45) hat dabei auf Grund seiner bekannten Anstichsexperimente und durch die Untersuchung von Spaltbildungen in der bekannten Weise die Vorgänge bei der Gastrulation der Selachier und Teleostier mit den Vorgängen bei der Bildung des Annelidenembryos (Bildung eines Prostomialfeldes, secundäre Metamerie durch terminales Auswachsen der Metameren) zu vergleichen gesucht [1]). Unabhängig von ihm kam Jablonowski (40*a*) zu ungefähr derselben Schlussfolgerung. Nach Kopsch entsteht der Schwanzknopf, das Wachsthumscentrum für die Rumpfanlage aus zwei getrennten Anlagen. Von einer wirklichen Concrescenz ist keine Rede [2]). Nach Sumner wird der vordere Theil des embryonalen Körpers durch Concrescenz gebildet, und diese wahre Concrescenz hört auf nach der Bildung des Schwanzknopfes. Nach Eycleshymer [3]) wird gerade der hintere Theil des embryonalen Körpes durch Concrescenz gebildet.

Für das Bestehen einer Concrescenz während der ersten Periode der Gastrulation fanden sich in meinem Material keine Anhaltspünkte.

Ueber die Beziehungen der Prostomalverdickung zum Schwanzknopfe habe ich schon auf Seite 185 gesprochen. Ueber die Hypothese von Kopsch, dass der Schwanzknopf aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen entstehe, welche beim Anfang der Gastrulation zusammenfliessen, muss ich mich, da mir Anstichsexperimente über diesen Punkt bei meinem Material fehlen, eines Urtheils enthalten. Wie ich schon hervorhob, ist von einer Bildung der Prostomalverdickung aus zwei getrennten Anlagen nicht viel zu beobachten. Nur ist eine confluirende Bewegung der Zellen der Prostomalverdickung nach der Medianlinie hin bisweilen deutlich in den Querschnitten sichtbar, die in der Fig. 27 sichtbare mediane Lücke war nur in einem Schnitt sichtbar, und weist nur auf eine Andeutung einer Invagination hin.

Auch während der weiteren Umwachsung liess sich von einer wirklichen Concrescenz nichts beobachten. Es findet, wie in den jüngsten Stadien beim Anfang der Gastrulation und der Bildung

---

[1]) Gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Verh der Anat. Gesellsch. Kiel. 1898. S. 67—79.

[2]) Kopsch hebt dies nachdrücklich in seiner Arbeit hervor, man würde aber geneigt sein, eine derartige Entstehung des Schwanzknopfes aus zwei sich zusammenlegenden ursprünglich getrennten Anlagen, wie sie Kopsch durch sein Schema verdeutlicht, als wirkliche Concrescenz zu bezeichnen.

[3]) Anat. Anzeiger Bd. 21. 1902.

eines Embryonalschildes, ein Zusammenfliessen nicht differenzierten Materiales statt, aber eine wirkliche Concrescenz liess sich weder durch langdauernde Beobachtung der lebenden Eier noch durch die Untersuchung der Schnittserien oder der Oberflächenbilder am fixierten Material nachweisen. Eine Einkerbung des Blastodermrandes vor der Prostomalverdickung, welche Sumner als Argument für das Bestehen einer Concrescenz anführt, konnte ich nicht auffinden. Zwar findet man eine *Einbuchtung* des hinteren Blastodermrandes aber diese scheint mir wesentlich nur bedingt zu sein durch den Wulst der Prostomalzellen, welcher die Zellen des Schwanzknopfes etwas nach oben und nach vorn drängt, und kann auf alle Fälle nur als Argument für eine Confluenz nicht differenzierten Materials verwendet werden.

Wie gesagt, fehlen mir die controllierenden Experimente. Absolute Beweise gegen das Vorhandensein einer Concrescenz kann ich daher nicht bringen. Aber wenn man die Litteratur über die Concrescenzfrage studiert, scheint mir aus den sich so oft widersprechenden Angaben nur der eine Schluss zu ziehen zu sein, dass sowohl durch die beschreibenden (so z. B. Virchow (79), Corning (17), als durch die experimentellen Untersuchungen, und besonders durch die Experimente von Morgan (56) und Kopsch (45) das Vorhandensein einer wirklichen Concrescenz im Sinne von His keineswegs bewiesen oder nur wahrscheinlich gemacht worden ist.

So ist dann auch die Prostomalverdickung meiner Ansicht nach nicht ein durch die Concrescenz abgesprengter Teil des Blastoporus (Sumner), sondern *sie ist homolog mit den vegetativen Zellen, welche die ventrale Wand der Gastralhöhle und nachher durch Unterwachsung der Chorda-Mesodermanlage, der dorsalen Platte, die definitive Darmhöhle bilden.*

Die Gastrulation der Teleostier, wie sie sich an meinem Material zeigte, schliesst sich eng an an die Gastrulation der meroblastischen Eier der alten Amphibiengruppe der Gymnophionen, wie sie Brauer uns kennen gelehrt hat, nur dass sich hier keine offene Invagination, sondern ein solider Zellwulst ausbildet. Dass sich hier bei den Teleostiern eine solche verdickte Zellgruppe, mit der Deckschicht in Verbindung stehend anlegt, und sich keine offene Invagination bildet, ist in dem ganzen Bildungsmodus des Teleostierembryo begründet.

Wie alle andern Entwicklungsprozesse der Teleostier, so wird auch der Gastrulationsvorgang beherrscht durch die „*massive Entwicklung*". Wie es Henneguy ausdruckt: „ce qui caractérise le développement de l'embryon des Téléostéens, c'est ce que j'appellerai le développement massif." Das ist auch der Grund, dass die

Prostomalverdickung als ein solider Zellwulst sich gebildet hat. Die Deckschicht ist straff über das ganze Blastoderm angespannt; sie stülpt sich nicht mit ein, und unter ihr bilden dann, wie bekannt, die sich anlegenden Organe solide Zellwülste, welche erst nachträglich eine Höhlung erlangen. Ueber der ganzen Ausdehnung des Blastodermrandes, und so auch am hinteren Blastodermpole, ist die Deckschicht fest mit dem Periblast verbunden. Zu gleicher Zeit mit dem Anfang der Invagination des Blastodermes, der animalen Zellen, werden nun am hinteren Blastodermpole, wahrscheinlich im oberflächlichen Periblast, im Randsyncytium, an dieser Stelle vegetative Zellen abgefurcht, welche das Darmentoderm bilden werden, und mit nach innen wandern. Unterhalb der Deckschicht schlägt sich das Blastoderm (die animalen Zellen) um. Die Zellen des Darmentoderms jedoch sind mit der Deckschicht fest verbunden, sie können sich nicht invaginieren, d. h. keine offene Gastrulahöhle kann sich bilden, und der Zellwulst der Prostomalzellen bleibt an der Oberfläche mit der Deckschicht verbunden, und sendet nur eine Zellzunge nach innen, welche unterhalb der animalen Zellen nach innen sich vorschiebend, das Darmentoderm bildet. Ohne dieses Bestreben, alle Anlagen solid und ohne Lumen entstehen zu lassen, und ohne das Vorhandensein der straff gespannten und eine Einstülpung hemmenden Deckschicht wurde die Prostomalverdickung nicht entstanden sein. Es wäre eine Gastralhöhle gebildet (aber oberhalb dieser Zellen) und die Prostomalverdickung würde lediglich die ventrale Zellengruppe gewesen sein, welche die untere Wand der Urdarmhöhle gebildet hätte und durch Unterwachsung der Chorda-Mesodermanlage das definitive Darmrohr aus sich hervorgehen liesse.

Anstatt als Rohr mit relativ dünnen, anfangs einschichtigen Wänden bildet sich bei den Teleostiern das Centralnervensystem als ein dicker, wülstiger Strang. Anstatt dünnwändige Blasen bilden sich Auge und Ohr als dicke wülstige Aus- resp. Einstülpungen — so bildet sich auch die Prostomalverdickung als ein Zellwulst aus.

Durch die „massive Entwicklung" ist auch keine Unterwachsung der Chorda in dem Sinne, dass die Chorda erst an den Periblast stösst, und später sich von beiden Seiten her das Darmentoderm unter sie vorschiebt, zu erwarten.

Die von anderen Thierclassen her bekannte Unterwachsung wird, wie mir scheint, hier vorgestellt durch die Concentration der Darmentodermzellen nach der Medianlinie hin, welche erst auftritt, nachdem die Chorda sich schon aus dem Mesoderm herausdifferenziert hat, und welche nicht zur Deckung eines medianen Defektes dient, sondern die Bildung des Darmrohres aus der einfachen Zellenschicht des Darmentoderms einleitet.

So ist auch die Kupffer'sche Blase nicht ein Rest der Gastralhöhle und der sie mit der Aussenseite verbindende Canal, kein Homologon des Canalis neurentericus. Durch die massive Entwickelung wird keine Gastralhöhle gebildet, sie wird nur durch den virtuellen Spalt zwischen dem Chorda und Mesoderm bildenden Umschlag und der Prostomalverdickung vorgestellt. Wenn sich nun später secundär eine Höhlung innerhalb dieser Prostomalverdickung bildet — und dabei ist es morphologisch nur von untergeordneter Bedeutung, ob sie bei ihrer Entstehung an den Periblast stösst oder sofort eine zellige Begrenzung erhält — so kann diese Höhlung nicht ohne Weiteres der durch die primitive Invagination gebildeten Gastralhöhle homolog gesetzt werden, sondern würde vielmehr einem Theil der nach der Unterwachsung der Chorda gebildeten Darmhöhle homolog zu stellen sein. Wenn auch der Raum derselbe ist, so ist doch die Höhle, von oben durch die Chordaplatte, von unten durch das Darmentoderm begrenzt, eine andere, als der gleiche Raum von allen Seiten durch das Darmentoderm (nach Ausschaltung der dorsalen Platte) umgeben. Mit einem Theil dieser letzten Höhle ist die Kupffer'sche Blase homolog [1]).

Wenn auch die Amphioxusgastrula keine Archigastrula vorstellt (cf. Garbowski 24), so muss man doch für die Auffassung der Vertebraten-Gastrulation immer auf Amphioxus zurückgehen. Wie es von Keibel so stark betont wurde, muss man als Definition der Vertebraten-Gastrulation annehmen, die Gastrulation sei der Vorgang, wobei Darmentoderm, Chorda- und Mesodermanlage ins Innere des Keimes gelangen. Die hierbei gebildete Höhle ist die Gastralhöhle. Ihre Wand wird aus zwei ganz verschiedene Zellarten zusammengestellt. Ist nun aber die Chorda- und Mesodermanlage, d. h. die ganze dorsale Platte, von dem Darmentoderm unterwachsen, und die Höhle nur von dem Darmentoderm begrenzt, so darf man diese Höhle jetzt, wenn auch der eingeschlossene Raum nahezu derselbe ist, nicht mehr Gastrulahöhle nennen, sondern sie muss schon Darmhöhle genannt werden. Mit einem Theil dieser Darmhöhle ist, wie gesagt, die Kupffer'sche Blase homolog.

So ist der die Kupffer'sche Blase mit der Aussenseite durch den sich schliessenden Blastoporus hindurch zeitweilig in Verbindung setzende Gang nicht ohne Weiteres mit dem Canalis neurentericus homolog zu setzen.

Der Canalis neurentericus ist in der soliden Prostomalverdickuug eingeschlossen, später in der dorsalen Wand der Kupffer'schen

---

[1]) Man vergl. die früher über die Function der Kupffer'schen Blase aufgestellten Vermuthungen.



Blase. Wenn man eine Homologie aufstellen wollte, so würde man diesen Gang mit dem hinteren Abschnitt des Blastoporus, der sich zum After umwandelt, homolog setzen müssen. Denn thatsächlich stimmt diese Stelle mit dem sich später bildenden After überein.

Aus dieser ganzen Darstellung geht also hervor, dass bei den Teleostiern sich das Darmentoderm nicht durch secundäre Abspaltung aus einer einheitlichen durch Umschlag oder Delamination ins innere des Keimes gelangten Zellmasse bildet, und nicht die Dottersphäre nur als passive Dottermasse (wie es z. B. Sobotta zeichnet)[1] zwischen den Blastomeren eingekeilt und erst secundär mit ihnen verbunden ist, sondern dass auch hier die Gastrulation in zwei Phasen verläuft; — dass aus den Mikromeren, den animalen Zellen durch Umschlag und theilweise Delamination sich die Chorda- und Mesodermanlage bildet, und dass ganz unabhängig davon sich aus den wahrscheinlich aus dem Randsyncytium nachfurchenden vegetativen Zellen (bevor der Periblast ganz die Rolle eines sich nicht mehr an dem Aufbau des Keimes betheiligenden nutritorischen Dotterorgans übernimmt) das Darmentoderm, als eine sich aus einem mit der Deckschicht zusammenhängenden und dadurch von der Invagination ausgeschlossenen soliden Zellwulst (die Prostomalverdickung) ins Innere des Keimes vorschiebende Zellzunge bildet.

AMSTERDAM, September 1902.

---

[1]) Furchung der Wirbelthiereies. Ergebnisse VI. Bd. 1896. S. 556. Nach Sobotta erscheint die Dotterkugel zunächst wie ein Fremdkörper im Teleostier-Ei, der anfangs gar keine Beziehungen zum Keim hat. Erst später wird von den Makromeren, den Randzellen aus das Syncytium des Dotters geliefert. Das völlig Unrichtige dieser Vorstellung geht aus den Untersuchungen von Wilson (83), Raffaele (64f), Kopsch (45f) hervor.

LITTERATURVERZEICHNISS.

1a. A. Agassiz. On the young stages of some osseous fishes. P. III Proc. Amerc. Acad. of Sc. Vol. XVII, 1882. p. 277.

1b. — and C. O. Whitman. On the development of some pelagic fish eggs. Prelim. notice. Proceedings of the Amer. Ac. of Sc. Vol. XX, 1884.

1c. — The development of osseous fishes II. Memoirs of the Museum of Compar. Zoology at Harvard Coll. Vol. XIV N°. 1, 1889. Page 1—40.

2. E. A. Andrews. Activities of polar bodies of Cerebratulus. Arch. f. Entw. Mech. Bd. VI, 1898. Pag. 228—247.

3. G. F. Andrews. Some spinning activities of protoplasm in Starfish and Sea Urchin eggs. Journ. of Morphology. XII, 1897.

4. C. E. von Baer. Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835.

5 F. M. Balfour. A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes 1871.

5. F. M. Balfour and W. N. Parker. On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1882. Page 359—442.

7. Ch. van Bambeke. Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mémoires cour. par l'Acad. Royale de Belgique. 1876.

8. E. von Beneden. Contribution à l'histoire du développement embryonaire des Téléostéens. Bull. de l'Acad. de Belgique. T. XLIV, 1877.

9a. Eug. Bataillon. Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premières stades du développement chez les poissons et les amphibiens. Arch. de Zoologie Sér. 3. T. 5. 1897.

9b. — La courbe respiratoire de l'oeuf de poisson et la mécanique de l'extension du blastoderme. C. R. de l'Acad. des sciences. T. 123 N°. 4, 1896.

9c. — Le blastoderme et la parablaste chez les Poissons osseux. C. R. Assoc. Franç. pour l'avanc. d. Sc. C. R. 28. Sess. 1900. Part. I, II, p. 275—276. p. 529—533.

10 J. Beard. On the early development of Lepidosteus osseus. Proc. Roy. Soc. Vol. 46, 1889. p. 108—118.

11. Waclaw Berent. Zur Kenntniss des Parablastes und der Keimblätter-differenzierung im Ei der Knochenfische. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 30 (N. F. 23) 1896. S. 291—349.

12a. J. Boeke. On the development of the entoderm, of Kupffer's vesicle, of the mesoderm of the head and of the infundibulum in Muraenoïds. Proc. Roy. Akad. of Science. Amsterdam. Meeting Jan. 25, 1902.

12b. — Ueber die ersten Entwicklungsstadien der Chorda dorsalis. Petrus Camper. Deel I, 1902. S. 568—586.

13a. Aug. Brauer. I. Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. und Ontog. der Tiere. Bd. X, 1897. S. 389—472.

13b. — II. Beiträge etc. Ibidem Bd. XII, 1899, S. 477—509.

14a. G. Brook. On the origin of the hypoblast in pelagic Teleostean ova. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXV, 1885. p. 29—35.

14*b*. — The formation of the germinal layers in Teleostei. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. 33, p. 199—239. 1896.
15. E. Calberla. Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch. Bd. 3, 1877. S. 226—270.
16. Corn. M. Clapp. Some points in the development of the toad-fish (Batrachus tau). Journ. of Morphology. Vol. 5, 1891. p. 494—510.
17. H. K. Corning. Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleostiern. Festschrift f. Carl Gegenbaur, 1896. Pag. 105—132.
18*a*. J. F. Cunningham. The significance of Kupffer's Vesicle, with remarks on other questions of Vertebrate Morphology. Quart. Journ. of Micr. Science Vol. XXV, 1885 p. 1—13.
18*b*. — On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosteans. Quart. Journ. of Micr. Science Vol. XXVI, 1886.
18*c*. — The Eggs and Larvae of Teleosteans. Transact. Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. 33, 1887.
18*d*. — The Larva of the Eel. Journ. of the Mar. Biol. Association of the U. K. 1893--1895, Vol. III, N. S. p. 278—287.
19*a*. Bashford Dean. The early development of garpike and sturgeon. Journ. of Morphology. Vol. XI, 1895 p. 1—62.
19*b*. — The early development of Amia. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 38, 1996. p. 413--444.
20. C. H. Eigenmann. On the viviparous fishes of the pacific coast of North America. Bull. of the U. S. Fish Comm. for 1892, p. 381—478.
21. Fabre-Domergue et Biétrix. Rôle de la vésicule vitelline dans la nutrition larvaire des poissons marins. Compte Rendu de la Soc. de Biol. Série X, 1898 p. 466—468 und C. R. 1900.
22*a*. L. Facciolà. Le metamorfosi del Conger balearicus. Il Naturalisto siciliano. Palermo. XIII, p. 125—130, 173—177, 219—228. XIV, p. 39—50, 1894.
22*b*. — La prima forma larvata dell'Anguilla vulg. Ibidem XIII, p. 133—135. XIV, p. 161—166, 212—221.
22*c*. — Date di cattura di larvi di Murenoidi. Giorn. ital. di Pesca e Aquicultura Anno II, 1899, p. 103—105.
22*d*. — Sunto di alcune richerche sull'organizzazione e lo sviluppo dei Leptocephali. Atti d. Soc. natur. di Modena. Ser. 3, Vol. XIV, 1897.
23*a*. R. Fusari. Sulle prime fasi di sviluppo dei Teleostei, Atti d. R. Accad. dei Lincei Cl. fis. Vol. 7, 1885. Ser. 4, Vol. 6, 1890 p. 70—78.
23*b*. — Sur les premières phases du développement des Téléostéens. Arch. Italiennes de Biologie. Torne 18, 1893 p. 204.
24 T. Garbowski. Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie Anat. Anzeiger. Bd. 14, 1898. S. 473—497.
25. H. Gensch. Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Inaug. Dissert. Königsberg 1882.
26. Ulr. Gerhardt. Die Keimblattbildung bei Tropidonotis natrix. Anat. Anzeiger. Bd. 20. Nov. 1901. S. 241—261.
27. L. Gerlach. Ueber die entodermale Entwickelung der Chorda dorsalis, Biol. Centralbl. Bd. II 1881.
28*a*. Al. Goette. Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
28*b*. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 15. 1878. Pag. 139—200.
29. N. Goronowitsch. Studien über die Entwickelung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der

Keimblätter und der Chorda bei den Salmoniden. Morphol. Jahrbuch. Bd. 10. 1885. S. 376—445.

30a. B Grassi e S. Calandruccio. (Ulteriori) Richerche sui Leptocephali. 1—2 nota peliminare. Accad. dei Lincei. Mai 1893.

30b. — — Ancora sullo sviluppo dei murenoidi. Boll mensile dell' Accad. Gioenia in Catania 3—6 nota preliminare. Nov. '93. Nov. '94.

30c. — — Fortpflanzung und Metamorphose des Aales. Allgemeine Fischzeitung N°. 22. 23. 1897—'98. S. 402—408. 423—428.

30d. — — Sullo sviluppo dei Murenoidi. Atti della R. Acad. dei Lincei. Anno 293 Ser. V. 1896.

31. E. Gregory. Die Kupffer'sche Blase bei der Forelle. Festschr. zum siebenzigsten Geburtstag. K. von Kupffer. p. 711—715. 1899.

32. S. Hatta. On the formation of the germinal layers in Petromyzon. Journ. of Coll. of Sc. of the Imp. Univ. of Tokio Vol. 5. 1892. p. 130—149.

33a. M. Heidenhain. Cytomechanische Studien. Arch. f. Entw. Mech. der Organ. Bd. I 1895. S. 473—578.

33b. — Ueber die Centralkapseln und Pseudochromosomen etc. Anat. Anzeiger. Bd. 18. 1900. S. 513—549.

34. Fr. Heincke und E. Ehrenbaum. Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Eimessungen. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 3. 1900.

35a. F. Henneguy. Recherches sur le développement des Poissons osseux Embryogénie de la Truite. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1888.

35b — Nouvelles recherches sur la division cellulaire. Ibidem T. 27. 1891.

36. O. Hertwig. Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XV und XVI 1881—1882.

37a. W. His. Untersuchungen über die Entwickelung der Knochenfische etc. Zeitschr. f. Anat. und Entw. Gesch. Bd. I 1876. S. 1—40.

37b. — Unters. über die Bildung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anat. und Entw. gesch. 1878.

37c. — Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast) Ibid. 1882.

37d. — Ueber Zellen- und Syncytiumbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abh. der math. ph. Classe der K. Säche. Ges. der Wissensch. Bd. XXIV, 1898. S. 401—468.

37e. — Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Ibidem Bd. XXV 1898. S. 159—218.

37f. — Lecithoblast und Angioblast der Wirbelthiere. Ibidem Bd. XXVI 1900. S. 173—328.

38a. C. K. Hoffmann. Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhand. der K. Akademie der Wetensch. Amsterdam. 1881. 1882.

38b. — Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten „freien" Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. Wiss. Zoologie Bd. 46. 1888. S. 517—548.

38c. — Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. Mikrosk. Anatomie Bd. XXIII. 1883.

39. Jhering. Zur Kenntniss der Gattung Girardinus Zeitschr. Wiss. Zoologie Bd. 38. 1883 p. 468.

40a. J. Jablonowski. Ueber einige Vorgänge in der Entwicklung des Salmonidenbryos nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für die Beurtheilung der Bildung des Wirbelthierkörpers Anat. Anzeiger. Bd. XIV 1898. S. 532—551.

40b. — Ueber die Bildung des Medullarstranges beim Hecht. Abh. und Ber. des K. Zool. Mus. Dresden. 1899.

41. H. T. Jungersen. Bitrag til Kundskaben om Kjonsorganeres Udvikling hos Benfiskene. Inaug. Diss. 1889. Kjobenhavn.

42. J. Kingsley and H. Conn. Some observations on the embryology of the Teleosteans. Mem. Boston Society of N. H. Vol III 1883. Page 183–212.

43*a*. Fr. Keibel. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines I. Morphol. Arbeiten. Bd. III. 1893.

43*b*. — Gastrulation. Ergebnisse der Anat. und Ent. Gesch. Merkel und Bonnet 1901.

44. E. Klein. Observations on the early development of the common trout. Quart. Journ. of Microsc. Science. N. S. XVI. 1876.

45*a*. Fr. Kopsch. Oberflächenbilder des sich entwickelnden Forellenkeimes. Verh. d. Anat. Gesellsch. 8. Vers. 1896. S. 60–66.

45*b*. — Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. Anat. Gesellsch. 10. Vers. 1894. S. 113—131.

45*c*. — Die Entwickelung der äusseren Form des Forellen-Embryos. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 51. 1898. S. 181--213.

45*d*. — Bildung und Bedeutung des Canalis neurentericus I. Sitz. ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin N°. 10. 1896.

45*e*. — Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische und ihre Bedeutung für die Theorien über Bildung und Wachstums des Knochenfischembryos. Intern. Monatschr. f. Anat. und Physiol. Bd. 16. 1899. S. 221—267.

45*f*. — Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung bei Belone acus. Ibidem Bd. 18. 1901. S. 1—80.

45*g*. — Homologie und phylogenetische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Anat. Anzeiger. Bd. 17. 1900. S. 497–509.

46*a*. M. von Kowalewski. Die Gastrulation und die sogenannte Allantois bei den Teleosteern. Sitz. ber. der phys. med. Societät zu Erlangen. I. Sitz. von 15 Dec. 1885.

46*b*. — Ueber die ersten Entwicklungsprozessen der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 43. 1886.

46*c*. — Die Gastrulation und die sogen. Allantois bei den Teleosteern II. Sitz. ber. Erlangen. 7 Juni 1886.

47*a*. C. v. Kupffer. I. Ueber Laichen und Entwickelung des Herings in der westlichen Ostsee. II. Die Entwickelung des Herings im Ei. Jahresber. Comm. Wiss. Unters. D. Meere. Kiel 1874—1876.

47*b*. — Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger 1879.

47*c*. — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. und Phys. An. Abth. 1882 und 1884.

47*d*. — Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Sitz. ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. München 1887.

47*e*. — Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXV. 1890. S. 469–558.

48. M. Lereboullet. Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Ann. des Sc. natur. 4. S. 1. 1854.

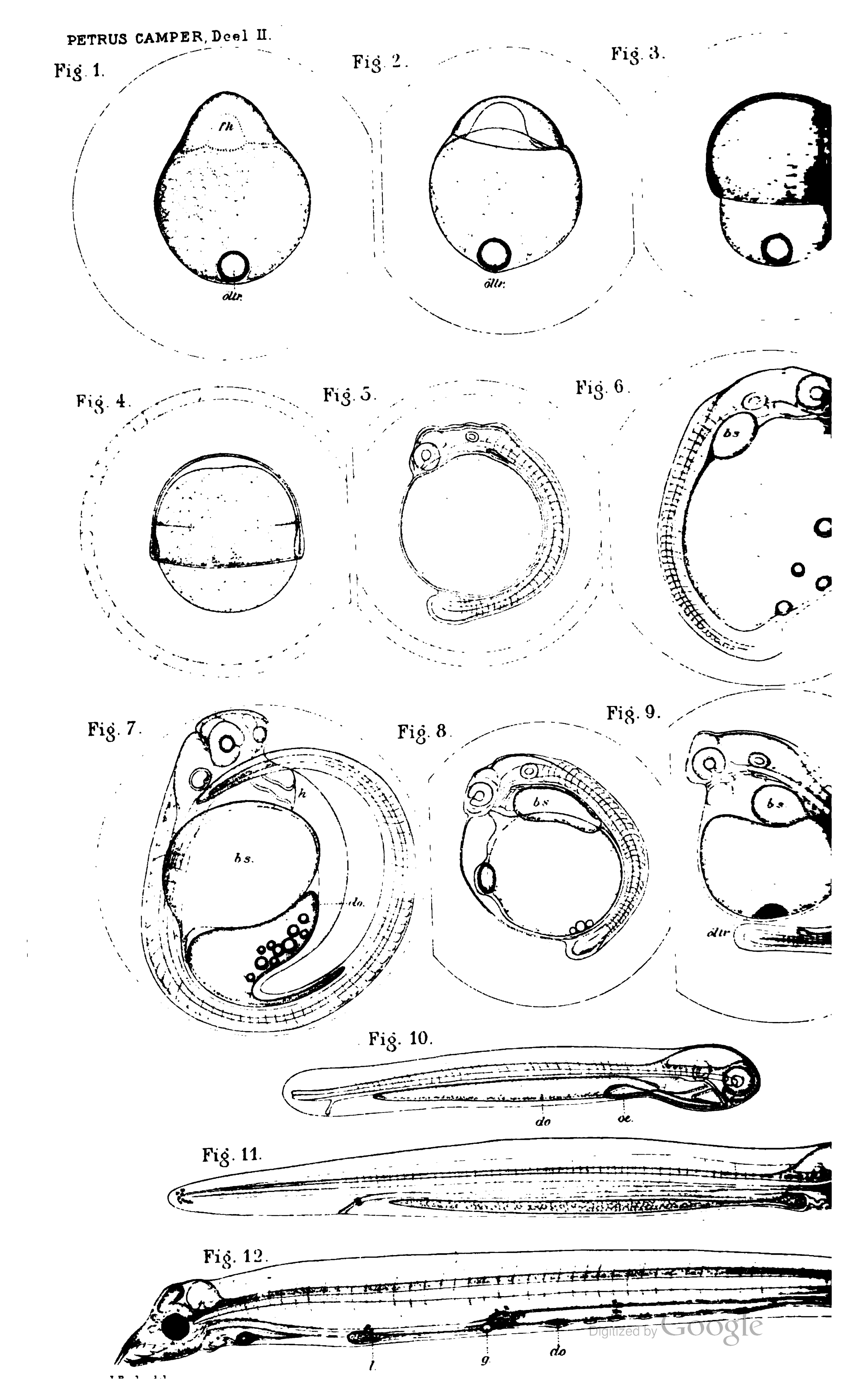
49. — Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard, et du Limnée. Ebendaselbst 4. S. XVI. 1861.

50. J. H. List. Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden) Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 45. 1887. S. 595–645.

51. B. Lwoff. Die Bildung der primären Keimblätter und die Entwickelung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Bull. de la Soc. des Natural. à Moscau. 1894.

52. W. Mc. Intosh and E. Prince. On the development and life-histories of the teleostean food and other fishes. Transact. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXV. 1890. p. 665—946.
53. W. Mc. Intosh. Further observations on the life-histories and development of Fishes. Edinburg Fishery Reports. 1891—1897.
54. W. Mc. Intosh and Mastermann. British marine Food-Fishes. 1898.
55. Fr. Meves. Ueber eine Metamorphose der Attraktionsphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV 1894.
56. T. H. Morgan. The formation of the fish embryo. Journ. of Morphology. Bd. X. 1895. S. 419—473.
57. T. H. Morgan and A. F. Hazen. The Gastrulation of Amphioxus. Ebenda Vol. XVI. 1900. p. 569—600.
58. J. Oellacher. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1872—1873.
59. Ph. Owsjannikow. Ueber die ersten Vorgänge der Entwickelung in den Eiern des Coregonus laveratus. Bull. de l'Acad. de St. Petersburg. Bd. XIX, 1874.
60. K. Peter. Der Einfluss der Entwicklungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbelthierklassen. Anat. Anzeiger Bd. XIX, 1901. S. 177—198.
61. W. Pfeffer. Ueber die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. Ber. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. Juli 3, 1899.
62. T. Preusse. Ueber die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. LIX, 1895.
63. J. Radwaner. Ueber die erste Anlage der Chorda dorsalis. Sitz. bez. d. Wiener Akad. der Wiss. Bd. LXXIII, 1876.
64a. F. Raffaele. Le uova gallegianti e le larve dei Teleostei nel golfo di Napoli. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII, 1888 p. 1—84.
64b. — Metamorphosi del Lepidopus caudatus. Boll. d. Soc. dei Naturalisti in Napoli. Vol 3, 1889 p. 31.
64c. — Uova e larve di Teleostei. Ibidem Vol. 1. 1887.
64d. — Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. IX, 1890 p. 305—328.
64e. — Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei Pesci ossei. Ibidem Bd. XII, 1895 p. 169—207.
64f. — Osservazioni intorno al sincizio perilecitico delle uova dei Teleostei. Boll. d. Soc. dei Natural. Vol. XII, 1898, p. 33—69.
65. O. vom Rath. Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anzeiger. Bd. XIV, 1891.
66a. O. vom Rath. Beiträge zur Spermatogenese von Salamandra. Zeitschr. f. wiss. Zoologie LVII, Bd. 1893.
67. O. W. Reinhard. Die Bedeutung des Periblastes und der Kupffer'schen Blase in der Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 52, 1898. S. 793—820.
68. W. Roux. Ueber Specification und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl. Bd. XIII, 1893.
69. J. A. Ryder. A Contribution to the embryology of osseous fishes, with special reference to the development of the cod (gadus morrhua). Annual Report of the Comm. f. Fish and Fisheries for 1882, p. 1—147.
70a. — On the development of viviparous osseous fishes of the Antlantic ocean. Proc. Un. St. nat. Museum. Vol. VIII, 1885.
70b. — On the formation of the embryonic axis of the Teleostean embryo by

the concrescence of the rim of the blastoderm. Amer. Natur. 1885.
70c. — On the Development of osseous Fishes. Rep. of the U. S. Fish. Comm. for 1885, p. 116.
71. P. Samassa. Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. III, Teleostier. Arch. f. Entw. mech. Bd. III, 1896.
72. H. Schauinsland. Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anzeiger Bd. 15, 1899. S. 309—334.
73. D. Schwarz. Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 48, 1889 p. 191—223.
74. F. Schwink. Ueber die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München, 1889.
75. S. Stricker. Untersuchungen über die Entwickelung der Bachforelle. Sitz. ber. der K. u. K. Akad. in Wien. Abth. II. LI, 1865.
76. R. Semon. Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. Denkschr. med. nat. Ges. Jena. Bd. 4, 1901. S. 301—332.
77a. J. Sobotta. Die Gastrulation bei Amia calva. Verh. der Anat. Geselsch. 1896. 108—111.
77a. J. Sobotta. Die Morphologische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Verh. d. phys. med. Ges. zu Wurzburg. Bd. 32, 1898.
78a. F. B. Sumner. On the early Development of the Catfish (noturus). Amer. morphol. Soc. Dec. 28, 1898.
78b. — Observations on the Germ-layers of Teleost Fishes. N. York. Acad. of Science Mar. 14, 1899.
78c. — The Teleost Gastrula and its Modifications. Amer. morphol. Soc. Dec. 27, 1899.
78d. — Kupffer's Vesicle and its relation to gastrulation and concrescence. Memoirs N. Y. Acad. of Science. Vol. II, Part II, 1900.
79a. H. Virchow. Das Dotterorgan der Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53, 1892 p. 161—206.
79b. — Das Dotterorgan der Wirbelthiere II, Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 40, p. 39—101.
79b. — Ueber das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Gesellsch. 8. Vers. 1894. S. 66—77.
79d. — Ueber den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Gesellsch. 9. Vers. 1895. S. 201—218.
80a. K. F. Wenckebach. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische Arch. f mikrosk. Anat. Bd. 28, 1886 p. 225—251.
80b. — De beteekenis van het parablast. Donders Feestbundel 1888, p. 259—272.
81a. H. Chas. Williamson. On the reproduction of the eel. 13st Ann. Report of the Fishery Board of Scotland, p. 192—219.
81b. — Report... on the Life-history of the Eel and on the Absorption of the yolk in Pelagic Teleostean ova. Report 66. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1896, p. 479—481.
81c. — Notes on some points in teleostean development. 16st Ann. Report of the Fishery Board for Scotland, p. 211—218.
82. Chas. B. Wilson. The Habits and early Development of Cerebratulus lacteus. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 43, 1900 p. 97—199.
83. H. V. Wilson. The embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). Bull. of the U. S. Fish Commission. Vol. IX, for 1889.
48a. H. E. Ziegler. Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Inaug. Dissert. Freiburg, 1882.


Fig. 1.
fh
öltr
Fig. 2.
öltr.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
bs
Fig. 7.
h
bs.
do.
Fig. 8.
bs
Fig. 9.
bs
öltr
Fig. 10.
do
oe.
Fig. 11.
Fig. 12.
l
g
do

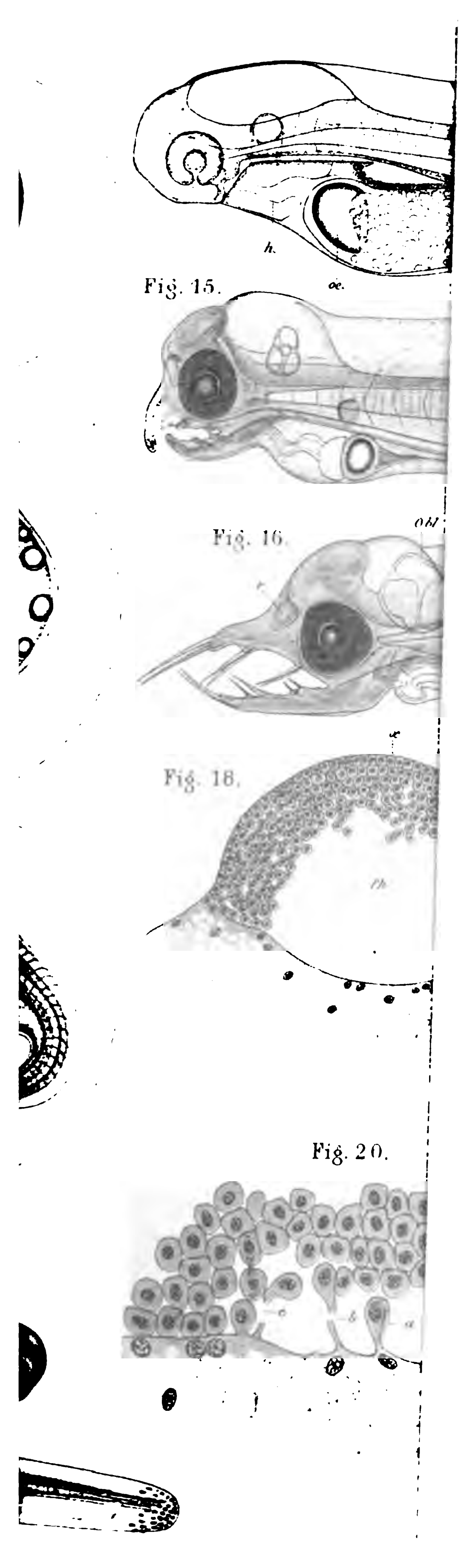


Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 18.

Fig. 20.

PWM Trap impr

PETRUS

Fig. 1.

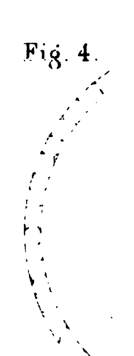


Fig. 4.

Fig. 7.



J Boeke del



Marshall (21 et 22) pour les oiseaux. Bien que le processus du développement des nerfs est encombré par un tissu conjonctif volumineux chez les oiseaux, qui empêche l'observation, Marshall déclare qu'il a assez vu, pour affirmer les résultats de Balfour.

Mais une année plus tard His (24) attaque les résultats de Marshall. Chez les oiseaux la gaîne de Schwann est d'origine mésodermale, le cylindre-axe au contraire un prolongement d'une cellule médullaire. Telle est son opinion, qui du reste ne modifie pas la conviction de Marshall (26), qui défend de nouveau sa manière de voir

l'Université de Dorpat, saisie par l'intérêt de la question, ouvre un concours sur ce sujet. Les recherches de Sagemehl (27) furent couronnées.

Sagemehl commence ses études par des recherches chez les espèces d'animaux, dont les auteurs, qui l'avaient précédé, s'étaient servis. Seulement des embryons de sélaciens n'étaient pas à sa disposition.

Mais ce qu'il voit chez le pétromyzon, le brochet, la grenouille, le lézard et la poule, lui donne la conviction que les résultats de Bidder, Kupffer, Kölliker et His sont justes, et qu'on peut les généraliser pour tous les vertébrés.

Tandis que Kölliker (32 et 34) et His (30) se rangent du côté de Sagemehl par de nouvelles études, Balfour et Götte (38) s'y opposent et défendent avec énergie l'unité du segment nerveux et son origine ectodermale.

En même temps Spronck (37) touche la question d'un tout autre côté, dans une publication faite dans le „feestbundel voor Donders".

En imbibant l'origine médullaire des racines par le nitrate d'argent, pour la recherche des croix et des lignes dites de Frommann formées par l'imprégnation du cylindre-axe, il constate que l'origine des racines est caractérisée par un fait très intéressant. Les premiers étranglements de Ranvier sont tous situés dans une ligne légèrement courbée, que Frommann avait déjà signalée comme l'arc du tissu conjonctif. Ainsi, il existait une séparation nette entre le système nerveux central et périphérique dans cette ligne de démarcation formée par les étranglements de Ranvier du premier segment nerveux périphérique. Fait intéressant, qui mérite l'attention des auteurs.

La divergence des opinions est à présent très accusée. La question n'est aucunement résolue par Hoffmann (29), qui, étudiant l'ontogénèse des poissons affirme qu'on observe dans les nerfs embryonnaires des cellules d'origine médullaire.

Katschenko (39) défend l'opinion que la gaîne de Schwann est d'origine mésodermale et enveloppe le prolongement de la cel-

lule médullaire. Van Wyhe (40) au contraire affirme, que chez les Sélaciens les racines médullaires sont formées par des cellules enchaînées l'une à l'autre, comme Balfour l'avait décrit, et Beard (42) aussi confirme cette manière de voir.

Vignal (43) par contre, d'accord avec son maître Ranvier (23), qui dans ses „Leçons sur l'histologie du système nerveux" défendait la nature mésodermale de la gaîne de Schwann se déclarait partisan de la même opinion. Il se fondait sur ses études embryologiques de la vâche et du mouton.

Dans les années qui suivent, surtout les travaux de Dohrn (41, 45, 47, 49) sont intéressants. Dohrn a parcouru toutes les étapes dans l'étude de cette question.

Dans la 14e publication de ses „Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers" il dit que sans doute les cellules émigrées de la moelle sont retrouvées dans les racines embryonales, mais que bien certainement des cellules d'origine mésodermale y sont trouvées aussi. Mais parce que les cellules d'origine si diverse sont déjà présentes à un moment bien antérieur de l'existence d'une différentiation du cylindre-axe et des gaînes dans le tube nerveux, Dohrn n'ose pas juger sur le rôle que les unes ou les autres de ces cellules jouent dans la formation des différentes parties du nerf.

La 16e publication contient l'observation, que vraiment la plupart des cellules dans la racine embryonnaire sont émigrées de la moelle, et dans la 17e Dohrn nous enseigne, qu'il a observé avec certitude, que les cellules médullaires émigrées, forment le cylindre-axe et la gaîne de Schwann. Le tube nerveux serait donc totalement d'origine ectodermale. Les résultats différents obtenus par les auteurs lui semblent plausibles, parce qu'ils ont étudié les nerfs des vertébrés supérieurs. Cependant la structure du système nerveux de ces animaux est tellement compacte et compliquée, qu'il est à peu près impossible de porter un jugement sur les détails de cette structure.

Dans la séance de l'assemblée des anatomistes (Anatomische Gesellschaft) tenue à Musnich, Kupffer (46) revient sur la question. Dans quelques mots il se déclare partisan de l'hypothèse: que les cellules situées en chaîne forment le tube nerveux Cependant His, présent à cette assemblée, y voit les préparations démontrées par Kupffer et fait la remarque, qu'il lui semble très difficile de distinguer les cellules médullaires des cellules mésodermales chez les vertrébés inférieurs.

Tandis que maintenant Beard (48) confirme les recherches de Dohrn, celui-ci au contraire révoque ses résultats et déclare qu'une étude renouvelée du sujet a changé ses opinions à cet égard.

Il a reconnu à présent, que dans les Sélaciens aussi, le cylindre-axe se forme d'un prolongement cellulaire, d'une des cellules de la moelle. La gaîne de Schwann est formée par les cellules du mésenchyme. Kölliker (51) et ses partisans en la doctrine que le segment nerveux prend naissance en partie de l'ectoderme et en partie du mésoderme applaudissent naturellement au dernier travail de Dohrn dans la séance de la société des naturalistes et des médecins allemands en 1894 où ils font valoir encore leur doctrine, qu'ils renforcent par un nouvel argument: les préparations selon la méthode de Golgi.

Ainsi chaque année fait accroître la divergence des opinions. Parfois la doctrine de l'unité des segments nerveux et de son origine ectodermale semble dominer, parfois la doctrine enseignant que ce segment se développe en partie de l'ectoderme, et recrute la gaîne de Schwann du mésoderme, voit augmenter ses adhérents. Goronowitsch (50) a fait la tentative de réconcilier les deux doctrines, il surmonte les difficultés en les combinant.

Selon lui, le tissu conjonctif, qui plus tard recevra le tube nerveux, possède une prédisposition particulière. Les cellules de ce tissu se prolongent, deviennent ovalaires, elles forment des rangées, leurs pôles se touchent. Mais seulement dans l'endroit, où plus tard sera trouvé le prolongement cylindre-axile de la cellule médullaire ces changements ont lieu. Le parcours de ce prolongement est ainsi tracé d'avance par ces rangées cellulaires, qui le reçoivent en le développant de la gaîne de Schwann.

Goronowitsch pense avoir trouvé une solution, qui fait comprendre l'origine des rangées cellulaires d'une part et qui d'autre part rétrécit bien sensiblement la signification de ces rangées.

Mais presque aussitôt après le travail de Goronowitsch, Kupffer (52) publie que les observations qu'il a fait chez *l'Ammocoetes* confirment ses opinions déjà citées. Là, les nerfs périphériques naissent par l'émigration des cellules médullaires. Le nombre de ces cellules augmente à fur et à mesure que le nerf deviendra plus long. Les masses cellulaires, qui donnent naissance aux racines, sont décrites comme des petites excroissances ventrales de la moelle, contenant vraisemblablement toutes les parties constituantes de la moelle — y compris les spongiocytes.

Ce sont les spongiocytes, qui donnent naissance à la gaîne de Schwann, dérivée par conséquence de l'ectoderme; mais n'étant pas formée par la cellule nerveuse, dont émane le cylindre-axe, la gaîne de Schwann aura pourtant une signification particulière.

D'un autre côté Sedgwick (54) remua les fondements, sur lesquels l'origine des nerfs fut basée.

Selon lui, le développement des nerfs périphériques n'est pas d'origine cellulaire.

La masse médullaire ne fait pas seulement naître les ganglions nerveux, mais elle fait émigrer une quantité considérable de noyaux. Ces noyaux s'introduisent dans le tissu réticulaire qui se trouve entre les couches du blastoderme.

La différentiation de ce réseau du blastoderme fait naître les nerfs périphériques. Par conséquent les nerfs sont d'origine mixte. Du reste les opinions de ce dernier auteur ne sont que peu appuyées.

Lenhossek (55) défend, que dans le tube nerveux le cylindre-axe est le prolongement d'une cellule médullaire, qui reçoit la gaîne du mésoderme. Julia Platt (57) au contraire voit de nouveau, que ce sont les rangées cellulaires qui précédent la formation des tubes nerveux dans les racines chez Necturus.

Gegenbaur (60) enfin, cite dans son manuel d'Anatomie les deux opinions, et défend la possibilité, que toutes les deux sont vraies. Bien que, selon lui, dans la plupart des embryons, le protoplasme de la cellule, qui forme la gaîne de Schwann et qui est d'origine ectodermale, fournit les fibrilles pour le futur cylindre-axe, l'autre doctrine n'est pas absolument exclue.

Parfois, il lui semble vraisemblable, que le développement de la gaîne de Schwann a lieu aux dépens des cellules du mésoderme.

Mais la question principale ne trouve pas une solution par Gegenbaur.

Lenhossek (62) reprend la critique de la question, défend énergiquement l'opinion que le cylindre-axe est un prolongement d'une cellule médullaire. Selon lui les préparations du centre nerveux selon la méthode de Golgi, refutent tous les doutes possibles sur ce sujet.

Si l'on ne constate pas le même résultat chez les animaux vertébrés inférieurs, c'est que l'insuffisance des méthodes de tinction et de durcissement en est cause.

Les noyaux, qu'on trouve dans les nerfs, sont les noyaüx de la gaîne de Schwann, et celle-ci ressorte sans doute des éléments du tissu conjonctif.

Raffaele (65) étudiant encore les embryons de „Lophius" revient sur les rangées de cellules dérivées de cellules médullaires, comme précurseurs des nerfs, mais n'apporte pas d'arguments nouveaux, ce qui force Kölliker (66) de revenir sur la question, et de combattre cette opinion.

Du même avis est Ross Granville Harrison (67). Lui aussi combat l'opinion de Raffaele. Harrison est le seul auteur, excepté Sagemehl, qui revoit, chez les poissons, le prolongement

de la cellule médullaire entrer dans le tube nerveux. Dans les embryons de Salmo salar, il observe les racines ventrales et constate, que leur première apparition prend lieu comme un amas de prolongements des cellules médullaires, minces et sans noyaux. Bien vite un petit cône de cellules du mésoderme rencontre ces prolongements. Par elles la gaîne de Schwann est formée.

Harrison pense que Hoffmann aussi aurait vu ce cône de cellules du mésoderme dans les embryons de la truite, mais que Hoffmann adoptant que le cône cellulaire était formé par des cellules médullaires, serait en erreur et n'aurait pas le droit de voir dans ses recherches une vérification des observations que Balfour et les autres auteurs ont fait dans les embryons des Sélaciens

Harrison affirme qu'une quantité notable de cellules médullaires quitte la moelle par la racine antérieure mais éstime impossible. de suivre le sort futur de ces cellules émigrées dans les nerfs, parmi la quantité de cellules, dont l'origine mésodermale est avérée, et qui s'y trouvent aussi.

Il fait sentir la possibilité que les cellules émigrées seraient les cellules nerveuses du système sympathique, une opinion émise auparavant par Kölliker.

La découverte de Schäfer (25), qui avait trouvé des cellules nerveuses dans les racines antérieures chez quelques animaux vertébrés supérieurs, avait convaincu Kölliker, que cette conclusion était adoptable.

Il m'a paru prudent, de ne pas trop rétrécir mes investigations littéraires sur l'origine et le développement du tube nerveux en général, et de la gaîne de Schwann en particulier.

Je craignais trop, que l'étude d'une seule espèce d'animaux, à laquelle je serais forcé faute de matériaux convenables, me pousserait dans un chemin dangereux. La question proposée possède, on l'a vu, un grand nombre d'aspects, mes recherches ne m'offriraient probablement qu'un seul.

Ainsi un aperçu littéraire un peu détaillé me paraissait absolument nécessaire.

On peut donc grouper les diverses opinions mentionnées dans le commencement de mon article.

Les auteurs qui, comme von Baer et Schwann, sont été les premiers à s'occuper de l'histogénèse des nerfs, admettent que ceux-ci prennent leur naissance „in loco", et qu'ils sont formés par les éléments de la couche du blastoderme dans laquelle ils se trouvent.

Leur opinion paraît erronée. Elle n'est plus admise par personne.

Mais c'était pourtant une doctrine défendant l'unité histogénétique du tube nerveux.

Des auteurs, qui ont continué les recherches de von Baer et Schwann presque tous ceux qui ont limité leurs études aux embryons des animaux vertébrés les plus inférieurs se déclarent partisans d'une autre doctrine.

La première trace du nerf périphérique est trouvée par ces auteurs dans des rangées cellulaires particulières, produits des cellules médullaires et par conséquence d'origine ectodermale. Le tube nerveux, soit cylindre-axe, soit gaîne de Schwann est un produit de différenciation des cellules des rangées, enchaînées l'une à l'autre. La totalité du tube nerveux est donc une unité. Tous ses constituants viennent de la même cellule ectodermale. Götte, Balfour, Marshall, Hoffmann, van Wyhe, Beard, Julia Platt, les premiers travaux de Dohrn, les publications plus récentes de Kupffer, Rafaelle admettent tous la doctrine de l'unité histogénétique du tube nerveux. Ce sont parmi eux seulement Sagemehl, Dohrn dans les recherches plus récentes, et Harrison, qui défendent que le cylindre-axe est un prolongement d'une cellule médullaire, et que la gaîne de Schwann est fournie par les cellules du mésoderme chez les poissons.

C'est la doctrine de la dualité histogénétique du tube nerveux.

Pour les poissons, c'est donc la première doctrine qui prévale.

Pour les Amphibies et surtout pour la grenouille ces deux doctrines ont également trouvé des défenseurs.

À peu près tous les auteurs, qui ont étudié les oiseaux, tendent à l'opinion que le cylindre-axe est le prolongement d'une cellule médullaire et que la gaîne de Schwann est formée par le mésenchyme. Seul Marshall défend pour la poule, la doctrine de l'unité histogénétique (ectodermale) du segment nerveux.

Quant aux animaux vertébrés supérieurs (y compris l'homme), les auteurs compétents sont presque unanimes dans leur assertions.

La doctrine de la dualité histogénétique du tube nerveux est adoptée à peu près par tous, p. e. par Hensen, His, Kölliker, Bidder et Kupffer, Ranvier et Vignal.

Ainsi l'étude de l'histogénèse du tube nerveux n'est pas du tout finie. Des recherches amplifiées sur les embryons des animaux les plus divers apporteront peut-être la solution définitive des questions qui se sont élevées.

Il y a quelques années, un observateur allemand, Gurwitsch (64), a introduit pour la première fois une nouvelle méthode dans les recherches sur l'histogénèse du tube nerveux embryonnaire.

Gurwitsch a employé la méthode chlorure d'or qu' Apathy avait recommandé pour les investigations des fibrilles nerveuses. Grâçe à cette méthode dont jusqu' alors on ne s'était pas servi dans cette matière, il semble que Gurwitsch a obtenu des résultats intéressants, qui permettraient de juger le développement primitif de la gaîne de Schwann, avec plus de précision qu' auparavant.

Les études de Gurwitsch se rapportent aux embryons de brebis. Les faisceaux nerveux, quand ils sont encore peu développés, ne contiennent pas encore des noyaux. Ils se composent de fibres seulement. A un moment donné les noyaux apparaissent. Colorés à l'aide de l'éosine-hémalun, rien de particulier est à noter de ces noyaux. Mais dès que Gurwitsch traite ces nerfs périphériques avec de l'or, selon la méthode Apathy, il constate, que les noyaux du faisceau nerveux sont unis entre eux par de minces filaments protoplasmatiques, et non seulement entre eux, mais aussi avec des prolongements identiques des cellules du tissu environnant.

Etant donné que les cellules du tissu environnant peuvent être dérivées du mésoderme, Gurwitsch conclut que les noyaux des faisceaux nerveux le sont aussi. Le nombre des noyaux augmente pendant le développement progressif des nerfs, les filaments protoplasmatiques aussi. Les derniers se réunissent dans un tissu réticulaire, dont les mailles deviennent de plus en plus étroites. Sur les coupes longitudinales, les filaments des cellules se présentent comme des lignes dorées longues et fines, et Guiwitsch en conclut que les cellules forment plutôt des lamelles que des filaments. Ce sont les lamelles, qui divisent le faisceau nerveux en fascicules de plus en plus petits. composés de fibrilles. Ce sont encore ces lamelles de protoplasma, qui en se rapprochant de plus en plus, se courbent et forment des tubes, qui environnent quelques fibrilles seulement. Dès ce moment le tube nerveux est formé, la fibrille (ou un petit amas de fibrilles) préexistante est environnée par la gaîne de Schwann, produit des filaments lamellaires des cellules du faisceau primitif. Plus tard quand le tube nerveux est déjà pourvu de la gaîne de Schwann, les cellules avoisinantes entrent encore une fois dans le faisceau et y forment le tissu endo-neural,

Les cellules, qui forment la gaîne de Schwann, y sont entrées beaucoup plus tôt que les cellules, qui formeront le tissu intra- et interfasculaire. La signification histogénétique de ces deux catégories de cellules par conséquent doit être tout à fait différente.

II. Recherches histologiques.

a. Vérification des résultats de Gurwitsch. Dans le but de vérifier les résultats, que Gurwitsch a publiés, j'ai commencé

mes recherches sur les embryons de brebis. La technique fut la suivante. Les embryons jeunes furent durcis dans une solution de mercure sublimé selon Apathy (solution concentrée de $Hg Cl_2$ dans une solution de $^1/_2{}^0/_0$ Na Cl). Quand l'embryon était très jeune et la présomption que les faisceaux nerveux seraient encore dépourvus de myéline, était admissible, je n'ajoutais pas l'acide osmique à la solution de mercure.

Les données que Vignal a publiées sur l'époque de l'apparation de la myéline, m'ont fourni des guides très utiles à cet égard. Dès qu'il était probable que l'embryon usité aurait les tubes nerveux déjà munis de myéline, j'ajoutais l'acide osmique.

L'embryon le plus jeune que j'ai étudié fut plongé tout entier dans le liquide fixateur; les foetus plus grands y furent mis en partie p. e. la cuisse, avec ou sans articulation du genou.

Des animaux plus grands je préparais le grand nerf sciatique ou plutôt le nerf sciatique poplité interne, qui, situé plus à la surface peut être excisé, sans risque de mutilation. Les nerfs excisés furent durcis pendant 4 à 6 heures, suivant leur épaisseur. Les morceaux plus grands demeuraient plus longtemps dans la solution durcissante.

Les spécimens durcis furent lavés par l'eau courante pendant 12 heures. Puis ils étaient mis dans la solution suivante.

Eau 100 gr. Jodide de potasse 1 gr. Iodium $^1/_2$ gr.

Ils y restaient ordinairement 12 heures, la couleur des pièces y prenait un teint jaunâtre. Alors l'eau fut remplacée par l'alcool de $96^0/_0$, et après 12 heures je désublimais encore une fois les pièces dans une solution alcoolique de Jodure de potasse et de Iode (alcool 100 gr., Iodure de potasse 1 gr, Iodium $^1/_2$ gr.). Après l'extraction de la plus grande quantité du Jodium par l'alcool $96^0/_0$ pendant quelques heures, les pièces étaient mises dans l'alcool absolu pour en retirer l'eau entièrement. Ensuite, je remplaçais l'alcool par le chloroforme. Les pièces y restèrent pendant 6—12 heures et émigrèrent dans la paraffine fondue (point de fusion 50 à 55° C.) pour au moins six heures. Alors elles furent enfermées.

Les coupes, faites avec le Rocking microtome, à l'épaisseur de 10 micra, furent fixées sur les porte-objets à l'aide de l'eau distillée. L'eau fut versée sur le porte-objet au dessous de la coupe. Celle-ci fut étendue par un leger échauffement du porte-objet. Puis le tout fut séché à la température de chambre pendant une demi-journée.

Ce dernier procédé est absolument indispensable et ne peut-être abrégé, parce qu'il n'arrive que trop souvent que les coupes se détachent, lorsqu'elles auront à subir plus tard l'influence des divers liquides.

L'enlèvement de la paraffine a lieu par le chloroforme. Celui-ci est remplacé par l'alcool absolu, 90°/₀ et 80°/₀, et c'est alors que le moment dangereux pour le détachement des coupes arrive. Le passage des porte-objets de l'alcool 80°/₀ à l'eau distillée cause une vive diffusion. Cette diffusion menace l'adhésion des coupes au porte-objet. J'y remédiai en mettant une goutte d'eau sur le porte-objet encore humide de l'alcool 80°/₀ avant de le plonger dans l'eau. Je préfère cette méthode à l'emploi d'un intermédiaire d'alcool 40°/₀. Ou bien j'expose le porte-objet, après qu'il a quitté l'alcool 80°/₀, un moment à l'air. L'alcool évapore beaucoup plus vite que l'eau, et après un assez court délai on peut remettre le porte-objet dans l'eau sans risquer le détachement des coupes.

A l'aide de ces deux méthodes, je n'ai pas perdu beaucoup de coupes, quoique les coupes des nerfs les plus petits sont vraiment difficiles à manier. Les coupes restent deux heures dans l'eau, puis le porte-objet est transporté pendant une minute dans une solution d'acide formique 1°/₀, et après ce séjour il est de nouveau plongé dans l'eau distillée pendant une demi-heure.

A présent le porte-objet est transporté dans une solution de chlorure d'or 1°/₀. Cet acte exige l'absence de la lumière. Il y reste dans l'obscurité pendant 12 heures. On ne lave pas le porte-objet, on absorbe le liquide superflu à l'aide du papier buvard.

Puis le porte-objet est exposé à l'influence de la lumière, dans un verre contenant une solution d'acide formique 1°/₀. Il est préférable de le placer sur un plat blanc à un angle de 70°, et de faire durer l'exposition 8 heures environ, ayant soin que la température ne dépasse pas 20° C. (A p á t h y (68)).

Quelquefois, aux jours sombres, il sera avantageux d'employer une solution d'acide formique 1½°/₀ pendant l'exposition. Mais il ne faut jamais dépasser cette limite, car l'emploi de solutions plus fortes de cet acide est souvent suivi d'une imprégnation métallique véritable, qu'on ne désire pas.

A présent la dorure des coupes étant terminée, on peut les monter dans le baume en suivant les prescriptions données par l'histologie.

A p a t h y fait déjà observer, que l'emploi de la méthode de dorure exige, qu'on soit sur ses gardes pour que les préparations ne se rétrécissent. Le rétrécissement des pièces non durcies par la chlorure d'or serait si énorme, qu' A p a t h y prévient ceux, qui commenceceront leurs études à l'aide de sa méthode, de n'employer jamais des préparations tendues, car l'action constringente de la chlorure d'or amène le danger d'une déchirure de la pièce.

Quoique les coupes des objets durcis auparavant ne subissent pas

d'une manière si forte cette action, il est prudent de savoir que ce danger existe.

Cependant la chlorure d'or n'est pas le seul agent constringent dans la méthode d'Apathy. Les pièces sont durcies auparavant par le mercure sublimé. Sur l'action de cet agent les opinions des histologues diffèrent. Les uns, Heidenhain (70) p. e. estiment la solution du mercure sublimé un agent fixateur excellent. Les autres, tels que Sobotta (71), l'apprécient moins. Sobotta dit, que chacun, qui étudie exactement l'influence sur les tissus de la solution concentrée de sublimé dans une solution de sel marin, constatera un rétrécissement énorme des cellules.

Quelques auteurs craignent même l'influence du Iode, quand les pièces durcies dans une solution de mercure y sont soumises, avant d'être enfermées dans la paraffine. Selon Mann (72), le Iode pourrait être cause de ce que les pièces se contractent, au moment qu'elles sont enfermées dans la paraffine.

Il sera donc nécessaire d'être sur ses gardes avec les résultats qu'on a gagnés avec la méthode de la chlorure d'or.

Cependant la tinction par l'hématéine, usitée par Apathy, m'a fourni aussi des résultats, souvent excellents.

Les coupes sont colorées pendant dix minutes sur les porte-objets puis lavées par l'eau distillée. Pourvu qu'elle soit appliquée prudemment la tinction est satisfaisante, mais souvent elle manque, quand l'eau présente une réaction soit alcaline, soit acide. Du reste, Apathy avertit déjà, que l'eau doit être absolument exempté d'alcali ou d'acide et présenter une réaction parfaitement neutrale.

L'embryon le plus jeune, que j'ai étudié, avait une longueur de 30 m.M.

J'y trouve les nerfs comme des fascicules de fibrilles larges, transparentes.

Dans ces fascicules les noyaux (les noyaux intrafasciculaires) sont rares. Dans le tissu conjonctif, environnant le petit nerf, je trouve, au contraire, beaucoup de noyaux. Surtout ils sont nombreux, dans la gaîne enveloppant directement le fascicule de fibrilles (la gaîne périfasciculaire). Cette gaîne se présente par la dorure comme une ligne fine colorée, sur laquelle se trouvent les noyaux ovalaires en nombre considérable. Du reste la forme des noyaux du tissu conjonctif est plutôt ronde, mais la forme ovalaire des noyaux de la gaîne périfasciculaire se retrouve dans la forme des noyaux très rares distribués parmi les fibrilles. (Pl. 4 fig. 1). Tous les noyaux ont le même aspect, ils sont tant soit peu granulés, possédant un ou deux nucléoles.

Sur les coupes transversales, on retrouve les noyaux, comme des cercles remplis d'une substance granulaire, et la plupart des fascicules sont enveloppés par cette gaîne mince et continue, dans laquelle reposent les noyaux (Pl. 4 fig. 2).

On y retrouve rarement un noyau parmi les fibrilles, mais quand on y trouve parfois un, on constate toujours, que le protoplasma de la cellule dont il fait partie, s'unit avec le protoplasma des cellules de la gaîne périfasciculaire. Ainsi il trahit son origine (Pl. 4 fig. 3).

Puis les prolongements protoplasmatiques de la cellule intrafasciculaire se ramifient parmi les fibrilles.

Pendant cette époque de son développement, les noyaux intrafasciculaires sont donc rares, mais un moment plus tard le nombre de ces noyaux a augmenté. Ils entrent dans le fascicule restant en connexion avec les cellules-mères de la gaîne périfasciculaire. Mais les noyaux intrafasciculaires aussi se divisent. Par conséquent les prolongements protoplasmatiques des cellules intrafasciculaires sont en continuité les uns avec des prolongements de cellules de la gaîne, les autres avec ceux des autres cellules intrafasciculaires.

La coupe transversale montre donc un réseau, formé par les fines ramifications protoplasmatiques. Dans les points de jonction avec la gaîne on trouve les noyaux, dans les points d'intersection des prolongements on les trouve aussi, et parfois on trouve un noyau dans le parcours d'un prolongement, sans être situé précisément sur le point d'intersection avec un autre. Ces prolongements subdivisent les fibrilles, formant le fascicule (Pl. 4 fig. 4 et 5).

En comparant les figures 4 et 5, choisies comme exemples de deux phases dans le développement du nerf, se succédant immédiatement, on constate une particularité bien intéressante.

Le réseau protoplasmatique très jeune se compose de prolongements cellulaires, qui souvent se terminent librement. Le réseau ne possède pas toujours les mailles closes. L'observation exacte met hors de doute la terminaison libre de la plupart des prolongements. Mais quand on trouve les terminaisons libres, on constate aussi que les prolongements sont dépourvus de noyaux sur un trajet beaucoup plus grand, que ce n'est le cas dans l'époque de développement qui suit, quand les mailles du réseau sont closes.

Il semble que la croissance des prolongements protoplasmatiques et leur pénétration entre les fibrilles du fascicule, précède à l'augmentation des noyaux de la gaîne périfasciculaire. Ce n'est que lorsque le prolongement a acquis une longueur considérable, qu'un autre noyau s'y présente. On peut le constater en comparant les figures 4 et 5.

Dans les deux coupes, dessinées dans les fig. 4 et fig. 5 la différence principale existe dans le nombre des noyaux. Le réseau protoplasmatique est serré d'une manière à peu près égale, mais dans la figure 4, les prolongements protoplasmatiques semblent beaucoup plus longs, que dans la figure 5. Dans la dernière l'augmentation des noyaux a déja suivi la croissance des prolongements. Ceux-ci — par conséquent — semblent beaucoup plus petits.

Dès que le noyau est entré dans le prolongement protoplasmatique, on constate enfin, que la position de ce noyau est caractéristique.

Les prolongements protoplasmatiques sont fixés d'abord aux deux pôles du noyau (fig. 4 et fig. 5). Parfois déjà le noyau se range à côté du prolongement (fig. 6). Dans une période plus avancée du développement de l'embryon nous retrouverons cette position excentrique de plus en plus accentuée. La coupe longitudinale de quelques fascicules du nerf sciatique d'une brebis d'une longueur de 7 cM. (Pl. 4 fig. 6) montre déjà une différence notable avec les préparations décrites ci-dessus.

A présent le nombre des noyaux a encore augmenté. Parmi les fibrilles ils sont déjà très nombreux, et la dissemblance entre la gaîne périfasciculaire (auparavant si riche en noyaux) et son contenu a beaucoup diminuée. Surtout quand on compare dans la figure la partie à droite et en haut de la coupe (qui n'est pas une section rigoureusement longitudinale) avec la partie à gauche.

Par contre on voit à gauche, que plusieurs noyaux sont situés à côté des prolongements protoplasmatiques auxquels ils appartiennent.

La gaîne périfasciculaire sectionnée à peu près longitudinalement se présente comme une ligne obscure, dans laquelle on voit un grand nombre de noyaux. De plus, il faut que j'observe, que plusieurs prolongements protoplasmatiques des cellules intrafasciculaires (déjà reconnaissables comme les cellules de la gaîne de Schwann) se bifurquent. C'est encore une preuve, que la coupe n'est pas tout-a-fait longitudinale, comme la différence entre la partie supérieure et inférieure du fascicule droit en était une.

Les lignes obscures, dans le parcours desquelles on ne voit pas les noyaux, sont pourtant les représentants des prolongements protoplasmatiques. Probablement les noyaux des cellules n'étaient pas au même niveau que la coupe et par conséquent ne s'y trouvent pas.

C'est déjà Gurwitsch qui fait observer, que toutes ces images sont inexpliquables quand on accepte que les cellules intrafasculaires sont bipolaires avec des prolongements très longs. Ces cellules sont

vraiment d'une architecture lamellaire, et leurs lamelles forment des cloisons entre les groupes des fibrilles.

Quoique l'observation de Gurwitsch est exacte, il ne l'a pas prouvée strictement. Il a seulement étudié les coupes transversales et longitudinales, et par conséquent il ne pouvait pas voir la communication des lignes que l'image de la coupe longitudinale nous offre avec le réseau des mailles protoplasmatiques présenté par l'image de la coupe transversale.

Et ce sera la seule preuve de l'architecture lamellaire de cellules. Cette communication peut être observée dans les coupes à direction oblique.

Tandis que la coupe longitudinale ne laisse pas voir cette communication la coupe oblique (Pl. 4 fig. 7) du nerf ne laisse aucun doute à cet égard. On voit la communication directe entre les cloisons du réseau des prolongements transverses avec les lignes longitudinales

Les cellules intrafasciculaires par conséquent ont l'architecture lamellaire. Il est intéressant de voir, dans les diverses époques de développement du nerf, qui suivent le moment décrit, que le nombre de noyaux intrafasciculaires semble être de beaucoup plus considérable, que dans le nerf développé.

Dans une préparation d'un embryon de brebis, ayant une longueur de 16 c.M., (Pl. 4, fig. 8), tous les fascicules du nerf sciatique étudié, sont remplis de noyaux, dans un degré tel que l'on ne rencontre jamais dans le nerf adulte.

Pourtant, on serait en erreur en se réprésentant, que les noyaux seraient perdus dans le nerf adulte.

Au contraire. Le nombre considérable des noyaux du nerf foetal, au moment que la gaîne de Schwann commence à se fermer, n'est qu'en apparence plus grand que dans le nerf adulte.

Il existe plusieurs causes pour expliquer l'apparente diminution:

1e le noyau dans le fascicule foetal est un corps plus grand que celui dans les nerfs adultes. Sa longueur étant plus grande par conséquent la coupe transversale du nerf foetal touchera plus de noyaux que plus tard.

2e la plus grande largeur du noyau du fascicule foetal, donnera un aspect au fascicule, comme s'il était rempli de noyaux, même quand le nombre de noyaux plus petits était absolument égal.

3e le nerf foetal étant moins long que le nerf adulte, les noyaux y sont moins éloignés l'un de l'autre.

4e Dans le nerf foetal, les prolongements lamelli-formes ne se sont pas encore fermés pour former les tubes, qui environnent plus tard une groupe de fibrilles (leur gaîne de Schwann). Le noyau

de la cellule, dont les prolongements lamelliformes émanent, est donc situé plus proche de son voisin, car les lamelles fermées en gaînes isolantes aident à éloigner un noyau de l'autre. La conséquence de ce mode de croissance des lamelles, est l'écartement des noyaux, et en apparence le nerf foetal tiendra plus de noyaux sur la coupe transversale que le nerf adulte.

Cependant, tandis que le nombre de noyaux dans le fascicule du nerf augmente, celui des noyaux contenus dans la gaîne périfasciculaire diminue. La plupart de ces derniers semble émigrer dans le fascicule.

Les éléments du tissu périfasciculaire ne paraissent plus, comme c'était le cas dans les époques antérieures du développement du fascicule, liés intimement au fascicule-même.

De plus on voit à présent, que tous les noyaux ont pris une position excentrique, et qu'ils sont situés à côté des prolongements lamelliformes.

Dans une période un peu plus avancée encore, la formation de la gaîne de Schwann proprement dite commence. Les lamelles se courbent et se ferment. Elles forment des tubes et sur la coupe transversale, elles offrent l'aspect d'anneaux (Pl. 4 fig. 9).

Tout le réseau acquiert un aspect plus régulier, comme si la tendance des lamelles à la formation des tubes est préparée d'avance.

Cependant tout le processus de la formation des tubes par ces lamelles est encore un peu obscur, et je n'ose pas affirmer, que le mode précis de cette formation, malgré beaucoup de peine de ma part, m'est devenu tout-à-fait clair. Les coupes longitudinales faites à travers les nerfs dont la coupe transversale présentait le stade dessiné dans la fig. 9, m'ont seulement donné les images, déjà décrites et dessinées dans la fig. 8.

Je me représente le mode de croissance dans cette période, selon la manière suivante. La lamelle qui appartient à un groupe de fibrilles se détache de celles qui appartiennent à d'autres groupes et comme on le voit dans la fig. 9, avec son noyau, elle se ferme autour du groupe de fibrilles.

Il semble, que cette fermeture des lamelles commence à leur bout périférique, car. dans ces nerfs, qui, a cette époque, sont dépourvus de myéline, on voit immédiatement les étranglements dits de Ranvier. On les voit pl. (Pl. 4 fig. 13*a* et *b*) dans un nerf sciatique d'un embryon de 21 c.M. ou les tubes nerveux ne contiennent pas encore de myéline.

L'étranglement le plus jeune (fig. 13*a*) n'est que peu développé, mais pourtant la séparation des deux cellules de la gaîne de Schwann, à présent formée, est achevée.

Plus tard (fig. 13*b*) l'étranglement est plus profond, la différence entre la largeur du segment nerveux et celle au niveau de l'étranglement beaucoup plus accusée.

Pourtant la myéline n'existe pas encore, car la pièce durcie au mercure sublimé auquel l'acide osmique était ajouté. n'est pas noircie, et peut-être un vrai cylindre-axe n'existe pas non plus, car la dorure par le chlorure d'or ne rend pas visible le cylindre-axe dans l'intérieur de la cellule, qui forme le tube. Tout le contenu de la cellule semble être d'une homogénéité frappante.

D'autre part le même embryon présentait parmi les autres fascicules nerveux, plusieurs, dans lesquels un cylindre-axe existait sans contre-dit (Pl. 4 fig. 11). Malheureusement cette préparation était fixée sans faire usage de l'acide osmique, ainsi on ne peut pas juger sur l'existence de la myéline.

Ce qui forme encore une particularité des fascicules dans cette période c'est que les tubes nerveux se touchent immédiatement. Un tissu endo-névral séparant ces tubes, n'existe pas encore comme Gurwitsch l'a observé aussi.

Il me semble donc un fait avéré que tous les noyaux, observés jusqu'à présent dans les fascicules, participent à la formation de la gaîne de Schwann. La gaîne de Schwann a donc une origine toute autre que le tissu endonévral. Ce tissu ne se développe qu'après la gaîne de Schwann. Celle-ci formée, la formation du tissu endonévral commence, par l'immigration de cellules du voisinage dans les fascicules nerveux. Les cellules qui entrent plus tard pour former le tissu endonévral, diffèrent des cellules formatives de la gaîne de Schwann.

Leurs noyaux ont l'aspect plus homogène, et contrairement à la position des noyaux de Schwann, situés dans l'axe longitudinal du fascicule, ceux du tissu endonévral prennent parfois une position perpendiculaire à cet axe.

On le voit dans la figure 12 (Pl. 4 fig. 12). Dans cette préparation les noyaux du tissu endonévral apparaissent. Les noyaux de la gaîne de Schwann sont tous situés au dedans de la tube, ceux du tissu endonévral entre les tubes.

J'ai déjà fait la remarque, qu'au moment de la fermeture des lamelles, on ne peut voir ni à l'aide de l'acide osmique la myéline, ni à l'aide de la dorure le cylindre-axe, dans le tube nerveux.

Vraiment l'aspect de la cellule nerveuse est à cette époque tellement homogène, qu'il faut accepter, soit que le protoplasma de la cellule de Schwann se fond avec les fibrilles, soit qu'une réunion très intime prend lieu entre le protoplasma et les fibrilles.

Dès que la myéline apparait, le cylindre-axe se différencie aussi.

On le voit distinctement (Pl 4 fig. 12 et 13) dans plusieurs fascicules de l'embryon de 21 c.M. déjà mentionné. Le fascicule dessiné dans la fig. 12, est plus avancé que celui de la fig. 13.

On y trouve les cellules endonévrales, le cylindre-axe est différencié, la myéline n'y est pas dessinée (la préparation n'étant pas traitée avec l'acide osmique), pourtant cette myéline existe déjà, parceque d'autres parties du même nerf traitées avec l'acide osmique la démontrent.

Le fascicule dessiné dans le fig. 13, est la seul, dans le nerf sciatique de cet embryon, dont le développement fut moindre. On n'y trouve pas de cellules endonévrales, ni le cylindre-axe distinct, et non plus la myéline, quoique l'acide osmique fut ajouté au liquide fixateur.

En résumant mes résultats, je crois pouvoir affirmer :

I. Les plus jeunes fascicules nerveux sont des fascicules de fibrilles sans noyaux, enveloppés par une gaîne périfasciculaire contenant beaucoup de noyaux.

II. Les cellules de la gaîne périfasciculaire font pénétrer leurs prolongements protoplasmatiques dans l'intérieur des fascicules-fibrillaires.

III. Bientôt les noyaux suivent les chemins battus par les prolongements protoplasmatiques, qui s'allongent. Le nombre des noyaux, dès ce moment trouvés dans le fascicule, augmente soit par la continuation de l'immigration des noyaux de la gaîne périfasciculaire soit par la division des noyaux qui sont déjà immigrés.

IV. Les cellules intrafasciculaires ainsi formées, restent liées l'une à l'autre par les prolongements protoplasmatiques, qui s'unissent de plus en plus. Un système lamellaire protoplasmatique est donc formé, qui entrecloisonne les groupes de fibrilles.

Les noyaux de ces cellules à prolongements lamellaires, se trouvent principalement dans les points d'intersection des lamelles. On voit que les lamelles sont insérées aux pôles des noyaux.

Plus tard, les noyaux prennent une position plus excentrique à côté des lamelles, et bien avant que la gaîne de Schwann est formée définitivement les noyaux ont la position excentrique à côté de la lamelle, qui sera caractéristique pour le noyau du névrilemma.

V. Tandis que le nombre des noyaux (cellules) intrafasciculaires augmente, le nombre des noyaux (cellules) de la gaîne périfasciculaire diminue.

VI. Les lamelles restent unies l'une à l'autre, jusqu'au moment où elles se courbent et se ferment en tube pour former la gaîne

de Schwann. Alors elles se détachent, et chacune de entre elles enveloppe un petit groupe de fibrilles.

VII. La cellule de Schwann est à ce moment une avec les fibrilles qu'elle a enveloppées. On ne peut observer à cette époque aucune différenciation. Ni le cylindre-axe, ni la myéline ne peuvent être démontrées. Le contenu de la cellule semble formé d'une matière homogène.

VIII. Dès le moment de la fermeture et du détachement des lamelles les étranglements de Ranvier apparaissent. D'abord ces étranglements ont une profondeur minime. Pendant que la myéline se développe l'étranglement prend la forme et atteint la profondeur caractéristique pour le nerf adulte.

Les conclusions citées sont donc en concordance avec la première partie du travail de Gurwitsch. Quant à la dernière partie de ce travail, il faut que je diffère de cet auteur.

Gurwitsch envisage le système lamellaire en question, comme formé par des lamelles minces, qui ont perdu leur caractère de protoplasma, et qui se ferment en formant des tubes creux, dans lesquels le cylindre-axe „schlottert".

Ce n'est pas du tout ce qui arrive. La cellule lamellaire enveloppe quelques fibrilles. et par conséquent reste une avec elles.

La conception de Gurwitsch est peut-être expliquable par la méthode usitée. En parlant de la technique j'ai fait observer, que la critique des auteurs, sur la fixation des pièces dans une solution de mercure sublimé et de sel marin, accuse cette méthode de faire constringuer les éléments du tissu. Apathy lui même, conseille la prudence dans l'emploi de la chlorure d'or, parce que souvent le rétrécissement des pièces est très considérable.

Cette critique est juste. J'ai pu l'affirmer à beaucoup de préparations, que j'ai faites selon la méthode d'Apathy et je ne doute pas, que Gurwitsch a été dupe à cet égard des rétrécissements causés par la méthode.

Quoique plus tard je parlerai du développement de la myéline, je crois que la faute de la technique, cause de l'erreur de Gurwitsch, est démontrée de près, quand il assure, que le cylindre-axe déjà pourvu de la myéline n'est pas lié a la gaîne de Schwann, et que le tube creux formé par cette dernière est trop vaste pour son contenu.

Le cylindre-axe, même quand il est entouré par la myéline „schlottert" dit-il. Plus tard la gaîne de Schwann et la gaîne de myéline se réuniront par l'accroissance en largeur de la dernière.

La conséquence de cette observation, que je crois erronée, serait que la myéline serait formée par le cylindre-axe. La gaîne de

Schwann, gaîne lamellaire mince, sans caractère protoplasmatique, n'y prendrait aucune part. Car elle ne serait pas en état de sécréter la myéline (zu keiner Secretion fähig).

Pour moi il est évident, en me fondant tant sur les descriptions, que sur les dessins des préparations de Gurwitsch, qu'il a vu des préparations avec un rétrécissement notable des éléments du tissu.

Gurwitsch connaît bien ce danger, car il fait un reproche à Vignal d'avoir décrit des préparations ratatinées.

J'ai souvent vu les images dans mes préparations microscopiques, que Gurwitsch a eu sous les yeux. On peut même les attraper „ad libitum", quand la réduction à la lumière est prolongée pendant un temps trop long, ou surtout quand la réduction est exécutée trop vite. Quand l'exposition à la lumière est faite dans une lumière de soleil trop intense, ou quand la solution d'acide formique est trop concentrée on obtient des artefacta. La fixation seule déjà les fournit parfois. Tous ces produits artificiels ont vraiment l'aspect que Gurwitsch a vu. Alors on ne retrouve pas une couche protoplasmatique entre la jeune gaîne de myéline ou le jeune cylindre-axe et la gaîne de Schwann. Celle-ci semble être une membrane mince, au dedans de laquelle on ne voit pas le protoplasma, non pas parce qu'il n'y a pas existé, mais parce que le rétrécissement du contenu de la cellule l'a déchiré. On ne voit donc pas cette couche protoplasmatique liée à la membrane. Du reste le dessin très accurat de Gurwitsch démontre qu'il a vu des préparations rétrécies. Car la membrane a des sinuosités, des faux plis, qui n'existent jamais dans les préparations heureuses.

Mais dans les préparations, acquises à l'aide de la méthode d'Apathy et qui sont irréprochables, on voit le protoplasma d'une couleur rose, remplir tout le tube, et lié intimement à la gaîne de Schwann. Il remplit l'espace entre le cylindre-axe, qu'il soit pourvu ou dépourvu de la myéline, et la gaîne de Schwann. On comprend aisément que la rétraction du tissu aura lieu vers le côté de la périférie de la cellule, parce que le tissu environnant est beaucoup plus dense.

Il faudra encore mentionner quelques particularités, sur un des éléments du contenu de la cellule, que Kühne et Ewald ont décrit sous le nom de névrokératine.

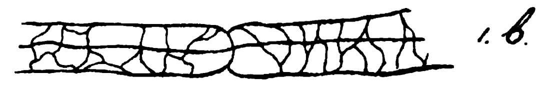
Les préparations faites à la méthode d'Apathy, sont aptes à faire voir la névrokératine.

Dans les plus jeunes fascicules, dans lesquels la myéline se rencontrait je trouvais déjà les traces d'un réseau particulier. Ce réseau

est composé de lignes, colorées presque noir. qui s'étendent perpendiculairement entre le névrilème et le cylindre-axe. (Fig. 1*a*, empruntée à un foetus de 21 c.M.)

Parfois elles dépassent le cylindre-axe, elles unissent même pour ainsi dire deux côtés opposés du névrilème.

Cependant on trouve ces lignes rarement à cette époque. Dans l'embryon de 24 c.M. on les rencontre plus développées (Fig. 1*b*). Dans ce stade de développement elles forment un réseau complet à l'intérieur du tube nerveux et je ne connais pas un moyen plus apte à la démonstration de ce réseau dans les jeunes fascicules nerveux que la méthode d'Apathy.



Pour les nerfs des animaux adultes j'ai été moins heureux, quoique parfois j'y ai vu le réseau de la névrokératine et même les entonnoirs de Cattani et de Rezzonico.

Fürst (56) d'ailleurs a fait une étude intéressante sur ce sujet, il y a quelques années. Il affirme, que la forme sous laquelle la névrokératine apparaît, dépend des agents physiques et chimiques qui ont influencé les nerfs. Lorsque le nerf a subi l'influence de l'acide osmique les entonnoirs et les étranglements biconiques de Schmidt-Lantermann se montrent, tandis que l'extraction à l'aide de l'éther et del'alcool donne naissance aux réseaux décrits par Ewald et Kühne. La fixation dans le mercure sublimé fait apparaître, selon Fürst, ni les entonnoirs, ni le réseau; mais dans ce cas la névrokératine apparaît dans une forme granuleuse ou bien en petites écailles. Dans les petits nerfs cependant il décrit une précipitation de la névrokératine sous forme d'un réseau continu.

Je puis confirmer ces résultats, quant à la fixation par le mercure, et j'y ajoute ce que j'ai dit plus haut sur la névrokératine dans les nerfs embryonnaires.

Fürst pense de plus que les corps albuminoides existant dans la myéline donnent des produits de coagulation, que Fischer (69) a nommés „Gerinsel". Les formes diverses que la névrokératine offre sous l'action des agents divers, seraient des „Gerinselbilder" du même corps albuminoide. Je ne crois pas, que cette explication peut être suffisante.

J'accepte volontiers qu'un produit de coagulation d'un corps albuminoide puisse apparaître plutôt sous la forme d'une structure fili-

forme, que sous la forme granuleuse, dans laquelle d'autres corps albuminoides se précipitent souvent, mais je ne comprends pas bien, comment les dessins réguliers des réseaux, des entonnoirs, des lignes perpendiculaires seront expliqués par cette hypothèse.

Malgré cela, tout ce que Fürst dit sur l'influence du mercure sublimé sur les nerfs jeunes me semble juste. La tinction par le chlorure d'or dans le nerf fixé au mercure corrosif, est très apte à démontrer les structures fines. Elle a beaucoup de rapports avec l'imprégnation par la méthode de Golgi.

Le mercure sublimé et le chlorure d'or favorisent tous deux la densité dans les parties les plus délicates du tissu. Les particules colorantes se fixent à la matière plus compacte, comme dans l'imprégnation par l'argent.

Apathy aussi reconnaît les rapports existant entre la tinction par le chlorure d'or et l'imprégnation. La dernière prend lieu plus souvent que l'on ne la veut, surtout quand la réduction va trop vite.

Ainsi, il me semble très plausible, que les lamelles albuminoides petites et irrégulieres, restes du protoplasma de la cellule intrafasciculaire de Schwann, se rétractent sous l'influence des agents, comme le mercure sublimé et le chlorure d'or.

Cette rétraction pourrait très bien former les réseaux à mailles plus ou moins régulières. Dans les nerfs embryonnaires les lamelles protoplasmatiques au dedans de la cellule nerveuse sont encore rangées comme des entrecloisons perpendiculaires, sur l'axe longitudinal de la cellule de Schwann. Leur rétraction donnera lieu à l'existence des lignes perpendiculaires sur le cylindre-axe.

Lorsque les restes des entrecloisons dans les tubes adultes ont acquis une longueur bien plus grande, la rétraction déchire ces entrecloisons et la forme granuleuse apparaît, mais la rangée des granules est indiquée par les entrecloisons préexistantes, ou bien des petites écailles se forment. Cependant, je sais qu'il est dangereux d'insister sur une hypothèse, quand on ne possède pas une base plus solide d'arguments. Je sais très bien, qu'elle n'est pas encore assez fondée.

Mais l'opinion, si souvent défendue, que ces structures ne sont que des produits artificiels ne l'est pas non plus. Car ces produits artificiels qui apparaissent toujours dans la même forme, comme les structures de la névrokératine, ont une origine, peu connue, c'est vrai, dans le tissu. On peut se discuter sur cette origine, mais se contenter de dire: c'est un produit artificiel, est abuser d'une phrase insignifiante.

Ce n'est pas seulement la structure de la névrokératine que je crois préexistante, dans l'intérieur de la cellule de Schwann.

Je crois que le névrilème dit interne de Boveri et Ranvier est aussi préformé.

La méthode d'Apathy fait souvent voir des exemples non douteuses d'une condensation du protoplasma autour du cylindre-axe. Cette condensation a l'aspect d'une membrane périaxillaire et près de l'étranglement segmental, elle peut s'attacher au névrilème externe (la gaîne de Schwann).

Penser que cette condensation protoplasmatique serait une continuation de la gaîne de Schwann, et l'analoguer ensuite avec cette gaîne, serait d'après moi, une opinion eronée.

Pour cette question la méthode de fixation joue un role de même ordre, que pour la structure de la névrokératine. Parfois on ne voit pas ce névrilème interne, par d'autres méthodes on le voit presque toujours.

Je crois que Mönckeberg et Bethe ont raison et que la condensation du protoplasma périaxillaire existe vraiment.

Cette condensation devenue plus compacte encore sous l'influence des réactifs usités, forme une membrane apparente, c'est le dit névrilème interne.

Ainsi mes recherches me forcent d'accepter, que la cellule de Schwann, dont le protoplasma enveloppe les fibrilles est bien remarquable. Le cylindre-axe est couché dans ce protoplasma, mais il ne nage pas là-dedans, comme Gurwitsch le présume, en se fondant sur les images microscopiques de tissus rétrécis trop fortement. Les restes de ce protoplasma, surtout quand des agents, comme le mercure sublimé et le chlorure d'or sont usités, peuvent subir une rétraction, qu'on retrouve dans le réseau de la structure de névrokératine et dans la membrane de Mauthner ou le névrilème interne.

B. *Le développement de la myéline dans les nerfs périphériques.*

I. Investigations littéraires.

L'origine de la myéline dans les nerfs périphériques, a èté étudiée, comme celle de la gaîne de Schwann, surtout en rapport avec l'origine du cylindre-axe, ou bien en rapport avec le développement du nerf en général.

Après un petit travail, publié par Remak (1) sur les varicosités qu'on trouve dans les tubes nerveux à myéline embryonnaires, c'est Schwann (3), qui le premier s'occupe de la génèse de la myéline. Il pense que la myéline se forme comme une lamelle mince au côté intérieur de la membrane, qui enveloppe la cellule nerveuse primitive, c'est-à-dire de la gaîne de Schwann.

Ainsi Schwann déjà se demande: en quel endroit la myéline fait-elle sa première apparition? Considérée du point de vue, que Schwann s'était formé sur la structure de la cellule nerveuse, cette question ne possédait pas un interêt principiel. Pour les auteurs qui lui ont succédé, c'était autre chose.

Surtout les auteurs, partisans de l'opinion que le segment nerveux serait formé de parties essentiellement différentes, doivent envisager cette question comme une question principielle, car par sa solution serait décidée l'origine de la myéline.

Si la myéline était un produit du cylindre-axe, on pourrait attendre sa première apparition à la surface du cylindre-axe. Mais si elle était un produit de la cellule du tissu environnant, la première apparition de la myéline pourrait être attendue dans la gaîne de Schwann.

En général les premiers auteurs, qui ont défendu la doctrine que le cylindre-axe était un prolongement protoplasmatique d'une cellule médullaire ont en même temps défendu, que la myéline était formée par la gaîne de Schwann.

Ranvier (23) e. g. émet l'hypothèse, que la cellule de Schwann à l'instar de la cellule adipeuse transforme le contenu protoplasmatique, qui lui est propre, dans un corps adipeux, la myéline.

Ranvier réfute d'avance l'objection que la méyline a une constitution absolumentdiffé rente des autres matières graisseuses du corps par la remarque, que la constitution des vrais corps adipeux diffère aussi considérablement.

Ainsi, selon Ranvier, le cylindre-axe est situé dans une cellule adipeuse d'une forme tubaire. La membrane extérieure de la cellule — le névrilème — se recourbe là, où se trouve l'étranglement segmental, et il existe une connexion entre elle et la membrane interne de la cellule, la membrane de Mauthner.

Cette hypothèse de Ranvier deviendra un point souvent discuté dans la littérature et jouera un rôle important dans les doctrines sur le développement du tube nerveux.

J'ai déjà mentionné auparavant que Ranvier et avec lui Boveri (33) affirment, qu'ils ont observé la continuation directe de la membrane de Mauther dans la gaîne de Schwann. Celle-là forme pour ainsi dire la membrane cellulaire interne, celle-ci la membrane cellulaire externe d'une cellule sui generis, contenant la myéline.

Le cylindre-axe n'aurait pas des rapports, ni avec la myéline, ni avec le névrilème du tube nerveux. Cependant la doctrine de Ranvier n'est pas acceptée par tous les auteurs. Kölliker s'y oppose. D'abord il défend que la myéline est un produit formé par

le sang, mais plus tard il quitte cette opinion et dit que le protoplasma périaxillaire forme la myéline, parce que la myéline apparaît toujours comme une couche mince autour du cylindre-axe, et parce que le développement des tubes nerveux dans le système nerveux central, plaide en faveur de cette origine.

Vignal (43) fait observer que la myéline fait souvent sa première apparition en forme de gouttelettes dans le protoplasma de la cellule de Schwann. Il défend l'opinion que le rôle principal dans la formation de la myéline est joué par le protoplasma de cette cellule, se transformant peu à peu et devenant la myéline.

Westphal (53) soutient, au contraire, que le cylindre-axe joue le rôle principal dans la formation de la myeline. Ses recherches sur les nerfs des nouveaux-nés ont appris à Westphal, que chez eux le nerf est moins excitable, et que sa conductibilité est moindre que chez les adultes. Du moment que la myéline est formé, le cylindre axe acquiert l'excitabilité et la conductibilité, comme dans le nerf normal. Il en conclut, que les qualités physiologiques du cylindre-axe sont en relation avec l'influence qu'il exerce sur l'origine de la myéline. Westphal trouve une affirmation de ces vues physiologiques, dans ses études des préparations microscopiques des jeunes nerfs. Comme j'ai référé, en parlant de la gaîne de Schwann, Gurwitsch (64) aussi se déclare partisan de la doctrine que le cylindre-axe forme la myéline. Mais j'ai déjà eu l'occasion de critiquer cette opinion, en démontrant que la rétraction des pièces étudiées par lui, ne permet pas une conclusion d'une tendance tellement principielle.

II. Recherches histologiques.

Pour étudier l'origine de la myéline dans les nerfs périphériques, j'ai employé surtout la méthode de dissociation des nerfs fixés par l'acide osmique.

Je dissociai les nerfs dans la glycérine, le composé de glycérine et de gélatine recommandé par Ranvier, m'ayant appris, que ce mélange était moins maniable.

Le traitement des nerfs fixés dans l'acide osmique avec l'alcool, et la dissociation dans une des différentes essences (essence de girofle, huile de cèdre etc.) ne fut pas appliqué. Ce traitement me paraît un peu imprudent; plus imprudent, je crois, que la dissociation dans la glycérine sans alcool.

On sait que toute pièce durcie par l'acide osmique ne se prête pas bien à une coloration, parce que le tissu est oxydé. Pour cela je n'ai pas coloré mes préparations.



Je savais bien qu'on peut restaurer par des agents réduisant le tissu, leur pouvoir de se colorer, mais Mönckeberg et Bethe (63) donnent de graves arguments pour faire douter, que la coloration soit la même dans ce cas qu' auparavant. Le danger de produire des colorations artificielles, ne correspondant plus avec les différences des tissus est grand. Pour cette cause et aussi, parce que je craignais l'influence incalculable des agents réducteurs sur les tissus, je les ai évités, et préferé d'étudier des préparations sans coloration. Dans le cas, que la méthode de dissociation devait être remplacée par la méthode des coupes, et que la pièce devait être enfermée dans **la paraffine**, j'ai employé la méthode de Wlassak (61) en passant par l'alcool et l'éther de pétrole. J'ai pu affirmer l'assertion de cet auteur que l'éther de pétrole est préférable à la térébenthine, le xylole et le chloroforme. La térébenthine extrait totalement la myéline même des pièces fixées, le xylol et le chloroforme l'altèrent.

J'ai fait mes recherches au nerf poplité de l'embryon de la vache. Celui-ci est plus apte à ce dessein que le grand nerf sciatique, parce qu'il est facile de l'extirper sans lésion.

Lorsque le nerf d'un foetus de 22 c.M. (Pl. 4, fig. 14) est fixé par l'acide osmique et dissocié on y trouve des tubes sans myéline.

Ceux-ci sont des tubes étroits à parois parallèles, au centre desquels on ne voit pas le cylindre-axe, car tout le contenu du tube semble une masse homogène. Il est plus transparent, de sorte que le névrilème peut être reconnu.

La couleur, que ces tubes ont acquise, est d'un jaune verdâtre. A l'endroit où le noyau est trouvé, le tube s'élargit peutêtre un peu, mais cet élargissement est insignifiant parce que le noyau est situé dans une inflexion du protoplasma de la cellule.

Ainsi on les voit dessinés dans la fig. 14.

Le nerf poplité d'un foetus de 25 c.M., possédait déja beaucoup de tubes à myéline. La couche médullaire située régulièrement autour du cylindre-axe dans le centre du tube, ou même un peu excentrique, est très mince et est visible seulement, parce que l'acide osmique lui a donné une couleur grisâtre. Tout le tissu, à l'exception de cette couche de myéline apparaît dans la couleur jaune verdâtre déjà mentionnée. Ordinairement le cylindre-axe couvert par la couche de myéline possède des varicosités, mais la couche de myéline revêtit partout le cylindre-axe, comme une couverture non interrompue, ni par les varicosités, ni dans les parties non variqueuses du cylindre-axe (Pl. 4 fig. 15).

Cette couche de myéline périaxillaire est toujours présente dans les segments ordinaires, avant que les gouttelettes de myéline n'apparaissent dans le reste du protoplasma du tube. Du moins je n'ai

jamais vu ces gouttelettes ni dans les environs du noyau, ni dans les autres parties du protoplasma sans l'existence de la couche périaxillaire.

J'ai donc la conviction intime, que la première apparition de la myéline trouve lieu dans la partie péri-axillaire et est indiquée par la couche périaxile.

Quant aux gouttelettes de myéline, ordinairement situées autour du noyau, il me paraît vraisemblable, qu'elles attribuent à la formation de la gaîne de myéline, dès que sa croissance en largeur est tellement avancée, que les gouttelettes peuvent se fondre avec la myéline de la couche (Pl. 4 fig. 16).

On peut observer que la couleur grisâtre (avec des nuances plus ou moins foncées, selon le segment qu'on étudie) est toujours identique pour la couche et les gouttelettes, qui se trouvent dans le même segment.

On ne pourrait donc pas faire l'objection, qu'une de ces gouttelettes serait l'expression d'un amas plus compact de myéline, noircie par l'acide osmique, tandis que la couche péri-axillaire la contenait aussi, mais non pas en si grande quantité. Dans le même segment la couche et les gouttelettes offrent toujours la même nuance de gris. Il me paraît donc vraisemblable, que la formation de la couche périaxile, et la formation des gouttelettes vout pari passu parce que ce sont les mêmes conditions, qui dominent l'altération myélinique du protoplasma.

Il n'est plus nécessaire de dire que dans ces stades de développement, on reconnaît aisément la gaîne de Schwann, et que le cylindre-axe n'est jamais séparé de cette gaîne. „Das schlottern in der zu weiten Scheide'', comme l'a voulu Gurwitsch, n'existe pas.

Ce qui frappe chaque observateur, comme déjà Remak en était frappé 70 années auparavant, c'est l'existence des varicosités au moment que la myélinisation a commencé.

On comprend donc qu'on a cherché des rapports entre la formation des varicosités par le cylindre-axe et la myélinisation.

Ces varicosités sont parfois d'une grandeur énorme, elles dépassent de cinq a six fois la largeur de la partie non variqueuse, et le nombre des varicosités est également considérable. Parfois le tube nerveux peut avoir l'aspect de contenir un collier de perles.

On trouve ordinairement deux varicosités aux deux côtés du noyau du tube. Ce n'est pas accidentellement qu'elles se forment dans cet endroit. Mais je ne crois pas, que c'est le noyau qui influence sur l'origine de ces varicosités d'une manière active. Le noyau ne permet pas que le cylindre-axe s'élargit à l'endroit, où il trouve sa place, et rien de plus simple alors, que pour le

cylindre-axe de s'élargir à chaque coté de l'endroit, où l'élargissement lui est impossible.

Celui-ci ne joue qu'un rôle passif. La simultanité de l'existence des varicosités du cylindre-axe, et de la myélinisation ne permet pourtant pas que l'on accepte que l'une serait la cause de l'autre. Plutôt il y a une autre cause, qu'on peut dire d'origine physique. C'est l'extrême tendresse du jeune cylindre-axe, constitué probablement d'une matière d'une consistance faible, à peu près liquide. Comme on retrouve le phénomène dans tous les tissus jeunes, minces et fortement étendus en longueur, quand leur consistance est médiocre et quand ils sont riches en liquide, il est probable que les forces capillaires causent ces varicosités, qu'on retrouve chez un trait d'eau très fin, qui avant de se diviser en gouttes montre une forme variqueuse.

Mais revenons aux gouttelettes. Plus tard, la myélinisation du tube étant avancée, on rencontre de plus en plus les gouttelettes de myéline dans le protoplasma de la cellule de Schwann. On en observe deux formes. Il y a des gouttelettes de myéline qui sont situées à coté du noyau, mais seulement au côté interne et latéral.

Les étranglements du segment se trouvent alors à une grande distance du noyau et le segment montre partout la même largeur.

Dans ces cas on constate que la couche de myéline périaxile ou plutôt a présent la gaîne médullaire qui ne manque jamais, possède la même nuance grise que les gouttelettes.

Ils sont dessinés dans la fig. 17.

Dans la figure 18 j'ai dessiné des gouttelettes d'une autre signification.

Les gouttelettes de myéline se trouvent à tous les côtés autour du noyau.

Il existe une augmentation considérable de la largeur du tube à l'endroit où les gouttelettes se trouvent. Souvent on ne voit pas une gaîne médullaire autour du cylindre-axe.

Très près du noyau on rencontre les étranglements de Ranvier. Il est donc évident que le segment, dans lequel on les trouve est très court.

Ce sont les segments intercalaires que Vignal et Rénaut ont décrits. Pendant que la croissance du nerf en longueur prévaut, il peut arriver que les segments ordinaires, nonobstant leur élongation individuelle, ne suffisent pas pour couvrir la longueur exigée.

Alors les segments intercalaires, qui s'élongent, interviennent.

La présence d'un grand nombre de gouttelettes de myéline, avant que la couche de myéline périaxillaire ne se soit formée, est un trait caractéristique des segments intercalaires. Pourtant je n'ai pu

trouver un seul argument, même chez les segments intercalaires pour soutenir la doctrine que le commencent de la myélinisation prendra lieu par la fusion des gouttes mentionnées.

Dans les segments intercalaires comme dans les autres, la gaîne médullaire se forme dans la couche péri-axillaire. Ce n'est que beaucoup plus tard que les gouttes fusionnent avec la gaîne médullaire alors développée. La formation des gouttelettes primaire à la formation de la couche périaxillaire est plutôt un indice de la grande activité myélogénétique du protoplasme des cellules intercalaires.

Plus tard, il est difficile de distinguer les segments intercalaires des segments ordinaires, auxquels ils vont ressembler de plus en plus. La largeur plus grande au niveau du noyau, et la longueur moindre du segment, restent encore le plus longtemps, pour le segment adulte dérivé d'une cellule intercalaire (fig. 19).

Le protoplasma périnucléaire n'est pourtant pas le seul endroit, où l'on trouve les gouttes. Près de l'étranglement de Ranvier on les trouve aussi et parfois même, mais rarement ailleurs dans le protoplasma de la cellule (fig. 20).

Il n'est pas impossible que la grande distance du noyau jusqu'à l'étranglement, est cause qu'il dure longtemps avant que la gaîne médullaire a tout-à-fait atteint l'étranglement.

Jusqu'à présent l'étude de la gaîne médullaire du nerf était faite par la méthode de dissociation.

Pour compléter les résultats, il est pourtant nécessaire de faire des coupes transversales des nerfs périphériques. car il y a quelques particularités, qui ne seront pas à élucider, sans le concours des coupes.

Le grand nerf sciatique des mêmes embryons, dont le nerf poplité fut étudié à l'aide de la dissociation, fut enfermé et sectionné transversalement.

L'étude des coupes de ce nerf, avait en outre l'avantage qu'elle me donnait l'occasion de comparer les tubes nerveux dans une partie du nerf plus proche du système central, avec les tubes nerveux, que j'avais dissociés, du même nerf, mais plus éloigné du centre au même époque de développement. Car on discute encore sur le sujet, et la question si la myélinisation des tubes a lieu en même temps sur tout le nerf, ou bien si elle se propage du centre nerveux vers la périphérie, est encore une question ouverte.

L'étude des coupes me faisait connaître d'abord, que les tubes sans myéline sont rétrouvés sur la coupe transversale, comme des disques de couleur jaune verdâtre, dans lesquel le cylindre-axe n'est pas visible parce qu'il n'est differencié du reste du protoplasma de la cellule de Schwann.

Du moment où l'on constate que la myélinisation a commencé, on trouve sur la coupe transversale des anneaux de myéline, au centre de la cellule, tantôt d'un diametre très grand, tantôt très petit, tantôt d'un diamètre moyen.

Il est probable que les varicosités du cylindre-axe se trahissent dans les anneaux de myéline à grand diamètre, tandis que les anneaux de myéline à petit diamètre, sont l'indice des parties du cylindre-axe situées entre les varicosités.

La couleur de la myéline est d'un gris foncé, et ce qui frappe surtout, c'est que, dès le moment de la myélinisation de la couche périaxillaire, le cylindre-axe prend une couleur tout autre. Comme tout le tissu le cylindre-axe était d'une couleur jaune verdâtre, au moment de la myélinisation il perd cette couleur.

C'est ce que Westphal a observé aussi. Sur ces observations il avait même fondé son hypothése, que le nerf foetal, inexcitable et mauvais conducteur, du moment où il perd sa couleur, forme la myéline et perd quelque chose, qui le rend plus excitable et meilleur conducteur. Ainsi mes observations à cet égard ne sont pas du tout nouvelles.

Dès qu'on compare les tubes nerveux myélinisés jeunes avec des tubes un peu plus développés, on observe que les anneaux à diamètre très grand, ou très petit deviennent rares. De plus en plus la couleur grise devient fonçée, et en employant des çoupes ayant toujours la même épaisseur, on peut s'assurer, que ce n'est pas une illusion, cette augmentation de la nuance fonçée.

La myéline des époques avancées est plus compacte qu'auparavant. Le cylindre-axe devient de plus en plus clair, et en examinant exactement les diverses périodes, on peut supposer avec raison que pendant tout le processus de la myélinisation le cylindre-axe perd des matières, colorées jaune verdâtre par l'acide osmique. C'est-à-dire des corps albuminoides.

J'ai vérifié encore plus loin les observations de Westphal. J'ai durci les nerfs à l'aide du liquide de Müller, les teignant ensuite par le carmin nêutre ou par le nigrosine.

Quand le nerf de l'adulte est traité ainsi, on observe toujours une tinction rose ou bleue du cylindre-axe et du névriléme par le carmin neutre ou par le nigrosine, tandis que la myéline est colorée par la couleur jaune du bichromate de potasse, et montre la structure comme des anneaux rangés concentriques.

Dans les nerfs embryonnaires je n'ai jamais vu ces anneaux concentriques; au contraire on voit toujours, après le lavage de la préparation, que la gaîne médullaire a retenu une couleur rose — resp. — bleu-pâle. On pourrait donc soupçonner que la gaîne médullaire jeune, possède beaucoup plus de matières albuminoides

que la myéline développée et qu'elle les possède dans un état particulier, qui permet ces matières de s'imbiber des matières colorantes susdites, et de les retenir.

Mais il faudra toujours rester prudent avec une telle conclusion, parce qu'il est très plausible, que le protoplasma, entre la gaîne médullaire et la membrane externe, le névrilème, est la cause que la myéline elle même paraît être teintée légèrement en couleur rose pâle ou bleu pâle.

Du reste, la méthode de von Gieson (l'hématoxyline avec l'acide picrique la fuchsine acide) ne m'a pas montré une différence essentielle ou qualitative dans la coloration des tubes nerveux adultes ou embryonnaires. L'acide picrique est fortement absorbé par le protoplasma de la cellule de Schwann, et, comme on sait, ce n'est pas du tout la myéline seule, mais aussi le protoplasma, qu'on trouve coloré par cet acide.

La tinction, inventée par Weigert ne mérite pas beaucoup de confiance pour ces recherches embryologiques. On ne sait pas encore les bases physiques et chimiques de cette tinction.

Weigert (28), dans sa publication de 1882, affirme qu'il ne sait pas dire avec certitude, quelle serait la matière coloriphile, dans la myéline, colorée par sa méthode.

Schiefferdecker (35, 36), qui fait la critique de cette méthode en 1887, assure, que les lacunes du tissu, les bords marginaux des éléments très divers, les globules rouges du sang et même des particules amorphes, peuvent retenir la laque du bichromate aussi longtemps que la myéline. Il est convaincu, que les conditions physiques du tissu seraient les moments définissant la couleur. Pour lui, la méthode de Weigert ne serait pas du tout une méthode spécifique pour la coloration de la myéline, ou d'un de ses components.

Weigert (41) revenant en 1891 sur le sujet dans un article intitulé: „Zur Markscheidenfärbung" assure, que parfois dans la cellule ganglionnaire, on peut voir la structure, graçe à sa méthode, et que les dendrites sont souvent teignées par elle.

Ambronn et Held (58), au contraire, affirment, que c'est la lécithine dans la gaîne médullaire, qui retient la laque, tandis que Rawitz (59) reproche à la méthode de Weigert qu'elle ouvre la porte pour des tinctions, dont toute contrôle est impossible.

Wlassak (61) de sa part crôit que le protagon a la faculté de retenir la laque, mais ses assertions ne me semblent pas fondées suffisamment.

Il me semble que Schiefferdecker a parfaitement raison. J'ai pu affirmer tout ce qu'il dit, et j'ai la conviction, comme lui, que la méthode de Weigert n'est pas du tout fondée sur quelque

réaction histochimique spécifique à la myéline, mais qu'elle est plutôt la conséquence de quelques conditions physiques de la gaîne médullaire qui nous sont inconnues.

Ce n'est pas surprenant. Weigert lui même accorde que la méthode est identique à celles qu'on emploie dans l'industrie textile.

Et les auteurs connus (Hummel, Knecht[1]) sur les méthodes employées là sont d'accord que c'est l'empirie, qui a donné ces méthodes, et qu'une base scientifique n'est pas encore trouvée pour elles.

Il ne sera pas nécessaire d'insister plus longuement sur les dangers de cette méthode dans les recherches embryologiques. L'interprétation exacte des images microscopiques fournies par elle est trop difficile.

Ainsi il est fort possible que l'assertion de Westphal est juste et que la myéline embryonnaire ne retient pas une laque aussi foncée que la myéline adulte. La coloration par l'acide osmique donne le même résultat, mais je ne l'ai pas pu constater par la méthode de Weigert, ou par ses modifications. Sans doute il est vrai, que les tubes nerveux embryonnaires perdent très vite la couleur par la différentiation, mais parce que la gaîne médullaire est très mince dans ces tubes, on ne peut pas dire, que c'est une preuve en faveur de l'idée de Westphal. On ne trouve jamais la belle et régulière tinction que l'acide osmique nous offre. Je suis d'accord avec Wlassak sur ce point.

Mais je diffère de lui, quand il attribue la distribution irrégulière et granuleuse de la laque dans la méthode Weigert à la présence irregulière du protagon. Plutôt il me semble, que cela doit être attribué aux différents réactifs qui altèrent profondément le tissu tendre des embryons et dont l'usage est indispensable dans la méthode de Weigert.

En résumant mes résultats sur l'origine de la gaîne médullaire, je peux nommer les conclusions suivantes.

I. Un moment avant la première apparition de la myéline, les tubes nerveux sont remplis d'un protoplasma homogène, dans lequel l'oeil armé ne distingue pas un cylindre-axe. Le noyau de la cellule de Schwann est grand et situé dans une inflexion du protoplasma de la cellule. Par conséquent une prominence au niveau du noyau n'existe pas.

II. La première apparition de la myéline se fait dans la couche autour du cylindre-axe. Cette couche péri-axile est très mince, co-

---

[1]) J. J. Hummel. Die Färberei und Bleicherei der Gespinstfasern. Deutsche Bearbeitung von Dr. E. Knecht.

lorée grise par l'acide osmique, ne s'étend pas jusqu'à l'étranglement de Ranvier, peut être parce que celui-ci est trop éloigné du noyau de la cellule.

III. D'autre part la couche péri-axile fait son apparition sur une étendue trop grande, pour qu'on pourrait dire, qu'elle est limitée aux pourtours du noyau.

IV. Le contenu de la cellule, qui reste entre la couche périaxile et le névrilème, est le protoplasma de la cellule. On y peut trouver des gouttes de myéline, le plus souvent près du noyau, parfois voisines de l'étranglement de Ranvier, rarement autre part.

V. L'origine première de la gaîne médullaire est pourtant la couche péri-axile. La gaîne médullaire ne se forme pas par une fusion de ces gouttes.

VI. La grandeur des gouttes de myéline est à peu près égale, même dans les cellules nerveuses d'une période de développement différente. L'acide osmique les a imbibées de la même nuance grisâtre que la couche périaxile, c'est à dire elles sont plus foncées quand la couche péri-axile, plus avancée dans son développement, offre aussi une nuance plus foncée. Il est donc probable que le développement de la couche périaxile et des gouttelettes de myéline va pari passu.

VII. Plus tard les gouttelettes de myéline se fusionnent avec la gaîne médullaire.

VIII. Au moment où la myélinisation commence le cylindre-axe présente des varicosités. Leur nombre peut être si grand, que le segment a l'aspect d'un collier de perles. Le névrilème ne suit pas les varicosités du cylindre-axe, elle s'étend comme une série de ponticules de l'une à l'autre.

IX. Le noyau se trouve ordinairement entre deux varicosités. La position du noyau et la résistance qu'il oppose aux varicosités en sont cause. Il n'est pas acceptable que les varicosités du cylindre-axe et la couche périaxile primitive de myéline ont un rapport causal. Les varicosités sont causées par les conditions physiques, qui prévalent dans le cylindre-axe.

X. Lorsque l'élongement des nerfs commence, l'élongement des cellules nerveuses ne paraît pas suffire. Alors on trouve des cellules ovalaires insérées entre les cellules ou segments ordinaires, les cellules dites „intercalaires".

Ces cellules intercalaires présentent peu à peu les mêmes dimensions, que les segments primaires.

XI. On trouve à peu près constamment des gouttes de myéline dans les segments intercalaires avant que la couche périaxile s'est formée.

L'observation de Vignal, que les gouttes de myéline sont l'indice d'une grande activité myélino-génétique du protoplasma de la cellule, et qu'on les trouve dans les cellules à évolution rapide peut donc être vraie.

XII Dans les segments intercalaires la formation de la gaîne elle-même commence dans la couche périaxile, comme dans les autres segments nerveux. Comme chez eux plus tard les gouttes se fusionnent avec la gaîne médullaire formée dans la couche péri-axile.

XIII. On peut pourtant longtemps reconnaître les segments intercalaires parce qu'ils sont moins longs et plus larges que les autres segments.

XIV. Le cylindre-axe subit des altérations, qui vont pari passu avec la myélinisation. Il perd la faculté de se colorer en jaune-verdâtre par l'acide osmique, et il devient plus mince, et lorsque la gaîne médullaire est définitivement formée le cylindre-axe l'est aussi. Quand on accepte, que la myélinisation commence dans la couche péri-axile, qu'il existe un rapport fonctionnel entre le cylindre-axe (inexcitable et peu conducteur avant la formation de la gaîne) et la gaîne médullaire, qu' Ambronn et Held ont démontré l'influence de la fonction du cylindre-axe sur la formation de la gaîne médullaire — quand on accepte tous ces arguments, il faudra aussi accepter que le cylindre-axe influence la formation de la myéline.

XV. La formation des gouttes de myéline dans le protoplasma de la cellule de Schwann, la disparition graduelle du protoplasma tandis que la myélinisation avance, documentent le rôle prédominant que joue la cellule de Schwann dans l'origine de la myéline. Celle-ci est formée du protoplasma de la cellule avec collaboration du cylindre-axe.

XVI. La fixation des tubes nerveux par l'acide osmique est la seule méthode vraiment appiicable pour les recherches embryologiques sur la myéline.

XVII. La méthode de Weigert au contraire ne convient pas pour ces recherches. Les conditions physiques et méchaniques des éléments du tissu, et par conséquent la fixation à la-quelle ils ont été soumis, influencent trop le succès de cette méthode.

Ainsi l'observation de Stroebe, que le cylindre-axe, régénéré après la section d'un nerf périphérique, possède dès sa première apparition une gaîne médullaire, me paraît douteuse, parce qu'il dit que cette gaîne médullaire ne devient pas visible par l'acide osmique et peut être démontrée seulement par la méthode de Weigert.

C'est le même cas pour l'observation de Boveri, qui prétend que les fibres de Remak, seraient munies d'une gaîne médullaire,

qu'on rend visible à l'aide de la méthode de Weigert, tandis que l'acide osmique ne réussit pas à la faire voir.

C. *Le développement de la gaîne médullaire dans les centres nerveux.*

I. Investigations littéraires.

Comme il existe une grande divergence entre les diverses doctrines, soutenues sur le développement de la gaîne médullaire dans les nerfs périphériques, le développement de cette gaîne dans le système central n'est pas non plus envisagé de la même manière.

Un des premiers observateurs dans cette matière, dont les recherches sur les embryons de la poule sont connues, Boll (14), constate la présence de plusieurs cellules parmi les fibres nerveuses du centre nerveux encore dépourvues de myéline. Au moment de l'apparition de la myéline, le nombre de ces cellules augmente considérablement, et de plus on voit dans ces cellules des granules d'une matière grasse et trés réfringente, apparemment de la même nature que la substance, qu'on estimait être le premier indice d'une gaîne de myéline autour du cylindre-axe.

Boll ne croît pas, que cette gaîne autour de la fibre nerveuse serait formée in loco; il n'accepte non plus que la myéline serait déposée directement par le sang autour de cette fibre, il pense que l'apparition de la myéline doit avoir des rapports avec les cellules sus-mentionnées. Ces cellules emprunteraient la myéline au sang, pour la rendre aux fibres nerveuses.

Cependant ces cellules granuleuses n'étaient pas du tout inconnues. Plusieurs auteurs les avaient décrites par exemple Jastrowitz et Virchow.

Jastrowitz pensait qu' elles étaient des cellules, douées de mouvements amoeboides, dérivées du tissu conjonctif, fonctionnant comme les porteurs de la matière grasse trop abondante, et l'éloignant, à l'instar de ce que nous nommons aujourd'hui les phagocytes.

Virchow, les trouvant dans le cerveau des nouveau-nés morts jeunes, syphilitiques, croyait que les cellules granuleuses étaient des produits pathologiques, plus ou moins spécifiques pour l'encéphalite congénitale.

Flechsig (17) revenait plus tard sur l'origine de la myéline, dans ses recherches fondamentales sur la myélinisation des différents systèmes dans le centre nerveux.

Chez le nouveau-né, il observa, que les fibres nerveuses des cordons pyramidaux antérieurs de la moelle étaient sans myéline.

Cependant les fibres étaient séparées l'une de l'autre par des

couches minces, albuminoides et granuleuses, dans lesquelles les cellules étaient rares.

Dans les couches albuminoides apparaissent peu à peu des gouttes très réfringentes, transparentes, ordinairement en rangées longitudinales, parallèles à l'axe des fibres. En même temps le nombre des cellules augmente. On les trouve alors entre les fibres, possédant des granulations transparentes et réfringentes du même aspect que les granulations des rangées.

Parce que les rangées transparentes (d'une matière grasse) séparant les fibres sont assez volumineuses, avant que les cellules font leur apparition, il accepte l'opinion de Jastrowitz, et affirme que les cellules granuleuses sont des phagocytes, qui transportent la myéline, qui de sa part est formée in loco dans la substance périfibrillaire.

Beaucoup plus tard Vignal (43) a repris ces recherches.

Cet observateur minutieux affirme que le protoplasma périfibrillaire attribue la plus grande part à l'origine de la myéline. Mais des cellules ovalaires, qu'il a trouvées parfois situées sur les fibres centrales, et dont le protoplasma contient parfois des gouttelettes de myéline, contribueraient aussi au développement de la myéline. Parce que le nombre de ces cellules myéliniques n'est pas considérable, leur participation à l'origine de la myéline ne pourrait être importante.

Vignal croit que les cellules ovalaires qu'il décrit, sont les cellules granuleuses de Boll.

Wlassak (61) aussi a étudié après Vignal le développement de la myéline dans le centre nerveux, à l'aide de recherches histochimiques. Les analyses chémiques de la myéline, que Kossel et d'autres ont fait sont le point de départ de Wlassak. Acceptant que la myéline est composée de plusieurs substances, il se demande laquelle de ces substances est colorée par l'acide osmique, laquelle par la méthode de Marchi, laquelle par la méthode de Weigert.

Il affirme que la méthode de Weigert succède, quand la présence du protagon est averée. La lécithine n'est pas colorée par elle, à l'exception des grandes gouttes de cette matière. La matière grasse n'est pas du tout coloré, c'est-à-dire quand la fixation de la pièce a trouvé lieu dans le liquide de Müller. La fixation dans le liquide d'Erlitzky lui donne des résultats tout autres.

Par conséquent, étant donné, que le protagon toujours et la lécithine parfois sont colorés par la méthode de Weigert, on doit être sur ses gardes avec les résultats, obtenus avec elle. Puis il affirme que l'acide osmique noircit la lécithine et la matière grasse tandis que la méthode de Marchi ne peut noircir que la matière grasse.

Partant de ces prémisses Wlassak constate la présence d'une grande quantité de matière grasse et de lécithine autour des cylindre-axes, et dans les cellules surtout de l'épendyma autour du canal central, au moment òu la myélinisation fait sa première apparition.

Plus tard, par la méthode de Weigert, il démontre que le protagon apparaît, surtout dans le voisinage des capillaires. Un peu plus tard, quoique la gaîne médullaire n'est formée qu'à demi, ni l'acide osmique, ni la méthode de Marchi peuvent démontrer des gouttelettes graisseuses ou lécithiniques dans le tissu outre la gaîne, tandis que la méthode de Weigert démontre de plus en plus la présence du protagon. Dans les nerfs périphériques Wlassak ne trouve jamais le protagon, rangé en granules séparées, mais il affirmeque la gaîne médullaire ne se montre jamais par la méthode de Weigert comme une couche continue périaxillaire, mais formée par des granules autour du cylindre-axe.

En somme, il défend l'opinion, que la myéline est construite successivement de ses constituants divers, qui ne sont pas formés in loco, mais qui sont apportés par le sang. Au dernier moment apparaît le protagon. Je ne puis pas omettre de faire remarquer que la base histochimique de ces recherches permet beaucoup de critique.

II. Recherches histologiques.

L'origine de la myéline dans le centre nerveux fut étudiée dans les embryons de la vache, avec l'aide de l'acide osmique, aux préparations microscopiques des pièces. enfermées dans la paraffine et puis sectionnées. Dans l'embryon d'une longeur de 32 c.M., la coupe transversale de la moelle médullaire démontre, que la gaîne médullaire est déjà formée dans un grand nombre de fibres nerveuses. Mais les coupes des fibres diffèrent de celles de nerfs périphériques sur deux points essentiels. Voir fig. 21 Pl. 4.

1e. On n'y trouve presque jamais les anneaux à diamètre considérable, décrits plus haut.

2e. Les anneaux ne sont pas d'une forme circulaire régulière. Les coupes longitudinales de la même moelle donnent l'interprétation de ces particularités. Les fibres nerveux, déjà myélinisées, de la moelle ne présentent pas les varicosités tellement accusées qu'on trouve dans les fibres des nerfs périphériques (fig. 22), et la forme de la couche pér.axillaire est tres irrégulière.

Tandis que dans les nerfs périphériques le cylindre-axe en s'élargissant formait les varicosités vers les deux côtés, situées régulièrement, on trouve ici des sinuosités irrégulières, souvent d'un côté

seulement. La cause probable de cette image microscopique est l'influence disproportionnée du tissu autour de la couche périaxillaire parce que la gaîne si régulière de Schwann n'existe pas.

Parmi les fibres on retrouve les noyaux sphériques des cellules de la névroglie, entourés d'une petite meule granulaire de protoplasma. D'ailleurs on observe, situées entre les plus jeunes tubes à myéline, des cellules, contenant des granulations graisseuses. Leur configuration est irrégulière. Souvent elles se rangent en sillons d'une longueur différente.

Voici les cellules granuleuses, que Jastrowitz, Virchow, Boll et Flechsig ont vues.

On ne les trouve pas dans la fig. 22, celle-là étant empruntée à une époque plus avancée, parce que les cellules granuleuses ont une existence passagère et disparaissent plus tard. Les granulations dans ces cellules sont très petites. On ne les peut pas confondre avec les gouttelettes à myéline. Plutôt les cellules granuleuses sont comparables à celles que Türck a décrit dans ses travaux sur la dégénération des nerfs, et dont la présence lui fournit un moyen pour suivre le trajet des systèmes dégénérés. Dans le cas de dégénération, comme dans le cas de développement d'un systéme, la localisation des cellules répond exactement à la localisation du système. On peut les employer dans l'étude topographique des systèmes. Je diffère de Boll, quant à leur influence sur la formation de la gaîne de myéline. Je n'accepte pas cette influence. Plutôt je me range à côté de Flechsig, en admettant qu'elles sont des phagocytes. Bientôt elles disparaissent. On ne les retrouve plus au moment que la gaîne à myéline a acquis un certain développement, relativement peu avancé.

Les cellules granuleuses ne sont cependant pas du tout identiques avec les cellules à myéline ovalaires mentionnées par Vignal. Car on trouve, située parfois dans une inflexion de la fibre nerveuse, et même sans qu'une inflexion existe, une cellule, qui tant par la forme ovalaire de son noyau que par la présence d'une masse de protoplasma plus considérable, se distingue essentiellement des cellules granuleuses du tissu de la névroglie (Pl. 4 fig. 23, 24, 25).

Parfois on trouve des gouttes à myéline dans les cellules ovalaires. La grandeur de ces gouttes ne diffère pas de celle, qui caractérise les gouttes à myéline dans la cellule de Schwann. Il est possible, que le protoplasma de ces cellules est d'un volume plus étendu, que l'on ne soupçonnerait au premier abord, car on trouve des gouttelettes parfois situées en contact avec la gaîne à myéline péri-axile, à un endroit relativement fort éloigné du noyau ovalaire. En acceptant, que le protoplasma de la cellule aide par ces goutte-

lettes à édifier la gaîne médullaire, il faudrait y ajouter que le protoplasma de la cellule à noyau ovalaire dépasse l'étendue, qu'on observe dans la masse granulée autour du noyau.

Du reste, il faut que j'avoue que le nombre des noyaux ovalaires est très restreint, et que par conséquence le rôle des cellules ovalaires dans la formation de la myéline ne peut pas être gr and

Je ne puis rien dire sur l'origine de ces cellules. Vignal veut les dériver des spongiocytes c'est-à-dire, de l'ectoderma Seulement il me paraît certain que les cellules ovalaires n'ont rien à faire et ne sont pas du tout identiques avec les cellules granuleuses de Boll, les cellules phagocytaires.

Il y a encore une autre observation sur la gaîne à myéline, qu'il faut mentionner. Parfois cette gaîne semble interrompue. Dans ces cas, on voit la gaîne à myéline terminer d'une maniére claviforme. On observe alors que le cylindre-axe libre, i. e. sans être couvert de myéline continue son cours entre les deux claves (Pl. 4 fig. 26).

Ces interruptions particulières de la gaîne à myéline ne sont pas comparables, cela va sans dire, aux étranglements de Ranvier des nerfs périphériques. Pourtant je n'oserais assurer, que les étranglements décrits, d'abord par Tourneux et Le Goff et plus tard par Spronck ne sont pas des interruptions partielles ou totales de la gaîne à myéline, qui ont cet aspect dans leur état embryologique.

Enfin il faut mentionner, que surtout dans l'étude des coupes transversales de la moëlle, on pourrait recevoir l'impression, que la myélinisation des fibres va plus vite autour des septa de la piemère, que dans les endroits éloignés des septa.

Pourtant tel n'est pas le cas. Le tissu de la névroglie n'est pas abondant autour des septa, moins abondant du moins qu'au milieu des fascicules séparés par eux. On reoit donc l'impression, que les nerfs à myéline prévalent autour des septa, mais la vraie cause est que dans ces endroits, faute de tissu de la névroglie, les tubes nerveux sont situés plus près l'un de l'autre. De là vient que le nombre de tubes myélinisés autour des septa est vraiment plus grand. La situation des nerfs dans le fascicule nerveux de la moëlle, soit dans le voisinage d'un septum ou non, n'influence pas le développement de la myéline.

Tous les tubes appartenant au même système reçoivent leur gaîne à myéline à peu prés simultanément. Elle se développe dans le protoplasma péri-axillaire, qu'on rencontre avant que la myélinisation commence et qu'on rencontre en quantité suffisante et même en quantité tellement abondante que par exemple le faisceau pyramidal antérieur non myélinisé ne présente pas une circonférence différente à celle, qu'il posséde quand il sera myélinisé.

La différence dans les préparations colorées par l'acide osmique, entre la couleur grisâtre de la myéline et celle jaune-verdâtre du cylindre-axe, les variations des rapports entre la couleur de la gaîne et celle du cylindre-axe pendant le développement, sont retrouvées dans le centre nerveux conforme à tout ce qui se passe dans les nerfs périphériques.

Ainsi mes conclusions sur le processus de développement de la gaîne à myéline dans le système central sont les suivantes.

I. Peu de temps avant le commencement de la myélinisation des fibres nerveuses centrales, celles-ci sont pourvues d'une quantité considérable de protoplasma.

II. Lorsque la myélinisation commence, le protoplasma des tubes est converti en myéline. D'abord dans la partie périaxillaire, où on trouve une couche uniforme myélinisée, d'une longueur considérable.

III. Parmi les tubes nerveux, ainsi myélinisés, on rencontre parfois quelques-uns, présentant la particularité que la myéline manque sur un petit trajet de leur parcours. Alors le cylindre-axe se présente comme s'il était dénudé entre les deux gonflements claviformes dans lesquels la gaîne à myéline se perd en face de l'interruption. Plus tard les gonflements claviformes tendent à se rencontrer, sans se fusionner. Peut-être ces interruptions de la gaîne à myéline sont l'état embryologique des pseudo-étranglements décrits par Tourneux, Le Goff et plus tard par Spronck.

IV. Au commencement de la myélinisation on observe un nombre considérable de cellules entre les tubes nerveux. Leur nombre diminue bientôt pendant que la myélinisation s'avance.

Probablement ces cellules sont des phagocytes.

IV. Parfois on observe, situées directement sur les tubes nerveux des cellules, qui ont quelques traits caractéristiques.

Par leur noyau ovalaire et par la grande quantité de protoplasma qu'elles possèdent elles diffèrent des cellules du tissu de la névroglie. On ne pourrait non plus les confondre avec les cellules granuleuses. Celles-ci ont le noyau plus petit et sphérique, une forme beaucoup plus irrégulière et la quantité de protoplasma cellulaire est moindre que dans les cellules ovalaires.

Vignal a déjà décrit les cellules ovalaires, qui parce qu'elles contiennent des gouttelettes à myéline, du même aspect que celles qu'on rencontre dans les cellules de Schwann dans les nerfs périphériques, méritent le nom de cellules à myéline.

Parce qu'elles ne couvrent le tube que sur une étendue très restreinte, parce que leur nombre n'est qu'insignifiant, il n'est pas probable qu'elles prendront part à la formation de la myéline, sinon

accessoirement. Certes l'origine de la myéline doit être cherchée dans la couche protoplasmatique périaxillaire du tube.

Plus tard les gouttelettes fusionnent probablement avec la gaîne à myéline du tube, aidant ainsi à la croissance en épaisseur de la gaîne.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

---

1. R. Remak. Vorläufige Mittheilung microscopischer Beobachtungen über den inneren Bau der Cerebro-spinal Nerven. Archiv. für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin; 1836.
2. K. E. von Baer. Ueber Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere, Beobachtung und Reflexion; 1837.
3. Th. Schwann. Microscopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Stuctur und dem Wachstum der Thiere und Planzen; 1839.
4. Valentin. Zur Entwickelung der Gewebe der Muskeln, der Blutgefässe und des Nervensystems. Müller's Archiv. 1840.
5. A. Kölliker. Note sur le développement des tissus organiques chez les Batraciens. Annales des Sciences naturelles, Zoölogie; 1845
6. R. Remak. Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere; 1850.
7. F. Bidder und C. Kupffer. Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks und die Entwickelung seiner Formelemente; 1857.
8. A. Kölliker. Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere; 1861.
9. V. Hensen. 1. Zur Entwickelung des Nervensystems 2 Ueber die Entwickelung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Archiv; 1864.
10. W. His. Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes; 1868.
11. H. Frey. Lehrbuch der Histologie und der Histochemie des Menschen; 1870.
12. A. Key und G. Retzius. Studien in der Anatomie des Nervensystems Archiv. für microscopische Anatomie; 1873.
13. A. Goette. Kurze Mittheilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke Archiv. für microscop. Anatomie; 1873,
14. Fr. Boll. Die Histiologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane. Archiv für Psychiatrie; 1874.
15. Ch. Rouget. Mémoire sur le développement des Nerfs chez les Larves de Batraciens. Archives de Physiologie normale et pathologique; 1875.
16. E. Calberla. Studien über die Entwickelung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphibien und Reptilien. Archiv für microscopische Anatomie; 1875.
17. Flechsig. Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen; 1876.
18. F. M. Balfour. On the Development of the Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Proceedings of the Royal Society, Londen; 1876.

19. Leboucq. Recherches sur le Développement et terminaison des Nerfs chez les Larves de Batraciens. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique 1876 Tome XVI.
20. F. M. Balfour. On the Development of Elasmobranch Fishes. Journal of Anatomy and Physiology; 1877.
21. A. Milnes Marshall. On the early stages of Development of the Nerves in Birds. Journal of Anatomy and Physiology, 1877.
22. A. Milnes Marshall. The Development of the Cranial Nerves of the Chick. Quarterly Journal of microscopical Science; 1878.
23. L. Ranvier. Leçons sur l'Histologie du Système nerveux; 1878.
24. W. His. Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomischer Abtheilung; 1879.
25. E. H. Schäfer. Note on the occurence of ganglion-cells in the anterior roots of the Cat's Spinal Nerves. Proceedings of the Royal Society, London; 1881.
26. A. Milnes Marshall. On the head cavities and associated Nerves of Elasmobranchs. Quarterly Journal of microscopical Science; 1881.
27. M. Sagemehl. Die Entwickelung der Spinalnerven; 1882.
28. K. Weigert. Ueber eine neue Untersuchungsmethode des Central Nervensystems. Centralblatt für medizinischen Wissenschaften; 1882.
29. C. K. Hoffmann. Die Ontogenie der Knochenfische; 1882,
30. W. His. Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Archiv. für Anatomie und Physiologie, Anat. Abtheil.; 1883.
31. W. V. M. Vignal. Mémoire sur le Développement des Tubes nerveux chez les Embryons des Mammifères et l'accroissement en longueur des Tubes nerveux par la formation de Segments intercalaires. Archives de Physiologie normale et pathologique; 1883.
32. A. Kölliker. Grundrisz der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbelthiere 1884.
33. Th. Boveri. Beiträge zur Kenntniss der Nervenfasern. Abhandlungen der Bayerischen Academie; 1886.
34. A. Kölliker. Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoölogie; 1886.
35. P. Schiefferdecker. Die Weigert'sche Haematoxylin Blutlaugensalz Färbung bei anderen als nervösen Theilen. Anatomische Anzeiger; 1887. Bnd. 2.
36. P. Schiefferdecker. Beiträge zur Kenttnisz des Baus der Nervenfasern. Archiv für microscopische Anatomie; 1887.
37. C. M. H. Spronck. Bijdrage tot de kennis van den aanvang der Schwannsche scheede aan de spinale zenuwwortels. Feestbundel voor Donders 1888.
38. A. Goette. Ueber die Entwickelung von Petromyzon fluviatilis. Zoölogischer Anzeiger; 1888.
39. Katschenko. Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anatomischer Anzeiger; 1888, pag. 463.
40. Van Wijhe. Ueber die Entwickelung des Excretionsystems und anderer Organe bei den Selachiern. Anatomischer Anzeiger; 1888.
41. A. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthier-körpers, XIV. Ueber die erste Anlage und Entwickelung der motorischen Rückenmarks nerven bei den Selachiern. Mittheilungen aus der Zoölogischen Station zu Neapel; 1888.
42. J. Beard. The Development of the peripherical nervous system in Vertebrates Part 1. Quarterly Journal of microscopical Science; 1889.
43. W. V. M. Vignal. Le Développement des Eléments du Système Nerveux cerebro-spinal; 1899.

41. K. Weigert. Zur Markscheidenfärbung. Deutsche medicinische Wochenschrift; 1891.
45. A. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, XVI. Ueber die erste Anlage und Entwickelung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. Mittheilungen aus der Zoölogischen Station zu Neapel; 1891.
46. C. von Kupffer. Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft; 1891.
47. A. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, XVII. Ganglienzelle und Nervenfaser. Mittheilungen aus der Zoölogischen Station zu Neapel; 1891.
48. J. Beard. The Histogenesis of Nerves. Anatomischer Anzeiger 1892. Bnd. 7.
49. A. Dohrn. Die Schwann'schen Kerne der Selachierembryonen. Anatomischer Anzeiger; 1892. Bnd. 7.
50. Goronowitsch. Die axiale und laterale Kopfmetamerie bei Vogel-embryonen. Die Rolle der s. g. n. Ganglienleisten im Aufbaue der Nervenstämme. Anatomischer Anzeiger; 1892. Bnd. 7.
51. A. Kölliker. Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Aerzte; 1894.
52. C. von Kupffer. Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten; 1894.
53. C. Westphal. Archiv für Psychiatrie; 1894.
54. A. Sedgwick. On the Inadequacy of the cellular Theory of Development and on the early development of Nerves, particularly of the third Nerve and of the Sympathetic in Elasmobranchii. Quarterly Journal of microscopical Science; 1895. Vol. 37.
55. Von Lenhossek. Der feinere Bau der Nervensystems im Lichte neuester Forschungen; 1895.
56. C. M. Fürst. Ein Beitrag zur Kenntnisz der Scheiden der Nervenfasern. Schwalbe's morphologische Arbeiten; 1896. Bnd. 6.
57. Julia Platt. Ontogenetic differentiation of the Ectoderm in Necturus II. On the development of the peripheral nervous system. 1896.
58. H. Ambronn und H. Held. Ueber Entwickelung und Bedeutung des Nervenmarks. Sitzungsberichte der Sächsischen Gesellschaft. 1895.
59. B. Rawitz. Bemerkungen über das microtomschneiden und das Färben microscopischer Praeparate. Anatomischer Anzeiger. 1897. Bnd. 13.
60. C. Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen; 1898.
61. Wlassak. Die Herkunft des Myelins. Ein Beitrag zur Physiologie des nervösen Stützgewebes. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. 1898. Bnd. 6.
62. Von Lenhossek. Das Nervensystem. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1898.
63. G. Mönckeberg und A. Bethe. Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. Archiv für microscopische Anatomie, 1899. Bnd. 54 Hft. 2.
64. A. Gurwitsch. Die Histogenese der Schwann'schen Scheide. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anat. Abtheil. 1900.
65. Raffaele. Per la genesi dei Nervi da Catene Cellulari. Anatomischer Anzeiger 1900. Bnd. 18.
66. A. Kölliker. Anatomischer Anzeiger 1900. Bnd 18.
67. Ross Granville Harrison. Ueber die Histogenese des peripheren

Nervensystems bei Salmo Salar. Archiv. für microscopische Anatomie. 1901.
68. Apàthy. Das Leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mittheilungen aus der Zoölogischen Station zu Neapel. 1897. Bnd. 12.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche 4.

Fig. 1. Nerf intercostal d'un embryon de brebis de 30 m.m. de long. Méthode au mercure sublimé et le chlorure d'or selon Apáthy. Grand nombre de noyaux dans la gaîne perifasciculaire.

Fig. 2. Branche d'un nerf intercostal du même embryon, colorée selon la même méthode. Noyaux dans la gaîne périfasciculaire.

Fig. 3. Branche d'un nerf intercostal du même embryon, colorée selon la même méthode. Immigration d'un noyau de la gaîne perifasçiculaire entre les fibrilles.

Fig. 4. Fascicule du nerf sciatique d'un foetus de brebis de 7 c.M. de long. La même méthode. Immigration de cellules entre les fibrilles du fascicule.

Fig. 5. Des fascicules plus développés du nerf sciatique du même foetus. Méthode au mercure sublimé et le chlorure d'or. Dans le fascicule gauche quelques noyaux ont déjà pris une position à côté de la lamelle plasmatique.

Fig. 6. Deux fascicules coupés en direction à peu près longitudinale. Nerf sciatique d'un foetus de brebis de 7 c:M.

Dans la partie supérieure du fascicule gauche on voit le grand nombre de noyaux de la gaîne perifasciculaire. A droit, quelques noyaux sont situés avec leur axe dans la jonction plasmatique, d'autres à côté du protoplasma, qui à quelques endroits montre une bifurcation Méthode de dorure selon Apáthy.

Fig. 7. Les fascicules du nerf crural d'un foetus de brebis de 10 cM. Méthode de dorure d'Apáthy. Noyaux à côté de la lamelle protoplasmatique.

Fig. 8. Deux fascicules du nerf sciatique d'un foetus de brebis de 16 c.M.

Le nombre des noyaux dans le fascicule est très grand, celui dans la gaîne perifasciculaire a diminué beaucoup.

Fig. 9. Branche du nerf sciatique d'un embryon de brebis de 17 c.M.

Quelques lamelles commencent à se fermer pour former la gaîne de Schwann. Méthode de dorure selon Apáthy.

Fig. 10. Etranglements de Ranvier empruntés à tubes encore dépourvus de myéline du nerf sciatique d'un foetus de brebis de 21 c.M.

En *b* l'étranglement est devenu déjà plus profond.

Le cylindre-axe n'est pas encore differencié.

Fig. 11. Fascicule d'une partie pourvue de myéline du même nerf.

Chlorure d'or sans acide osmique. On ne voit pas une gaîne perifasciculaire distincte. Les noyaux endonévraux sont encore absent.

Fig. 12. Fascicule du nerf sciatique d'un foetus de brebis de 24 c.M.

Les tubes sont pourvus de myéline. Le cylindre-axe s'est differencié. On voit des noyaux endonévraux entre les tubes.

Fig. 13. Fascicule du même nerf.

Mercure sublimé, acide osmique, chlorure d'or.

Il n'y a pas encore de myéline et le cylindre-axe n'est pas distinct dans le contenu du tube.

Aucun noyau endonévral.

Fig. 14. Tubes nerveux dépourvus de myéline. Nerf poplité d'un foetus de vache de 22 c.M. Acide osmique.

Fig. 15. Cylindre axes, variqueux, pourvus de myéline. Nerf poplité d'un foetus de vache de 25 c.M. Acide osmique.

La myéline ne se trouve pas encore jusqu'aux étranglements de Ranvier.

Fig. 16. La formation de gouttelettes myéliniques autour du noyau dans le même nerf. Acide osmique.

Fig. 17. Gouttelettes myéliniques autour du noyau. Nerf poplité d'un foetus de vache de 29 c.M.

Fig. 18. Plusieurs états de développement des segments intercalaires.

Empruntés à divers nerfs. Acide osmique.

Fig. 19. Segment intercalaire emprunté au nerf poplité d'un foetus de vache de 45 cM.

Fig. 20. Étranglements de Ranvier dans le nerf poplité d'un foetus de vache de 45 c.M.

La gaine myélinique ne s'étend pas encore jusqu'a l'étranglement. Gouttelettes myéliniques.

Fig. 21. Une partie des cordons antérieurs de la moelle d'un foetus de vache de 32 c.M.

Forme irrégulière de la gaîne myélinique. Acide osmique.

Fig. 22. Fibres pourvues de myéline. Empruntées aux caordons antérieurs du même foetus.

Forme irrégulière des varicosités. Acide osmique.

Fig. 23. Cellules myéliniques de Vignal. Moelle d'un foetus de Vache de 45 c.M. Acide osmique.

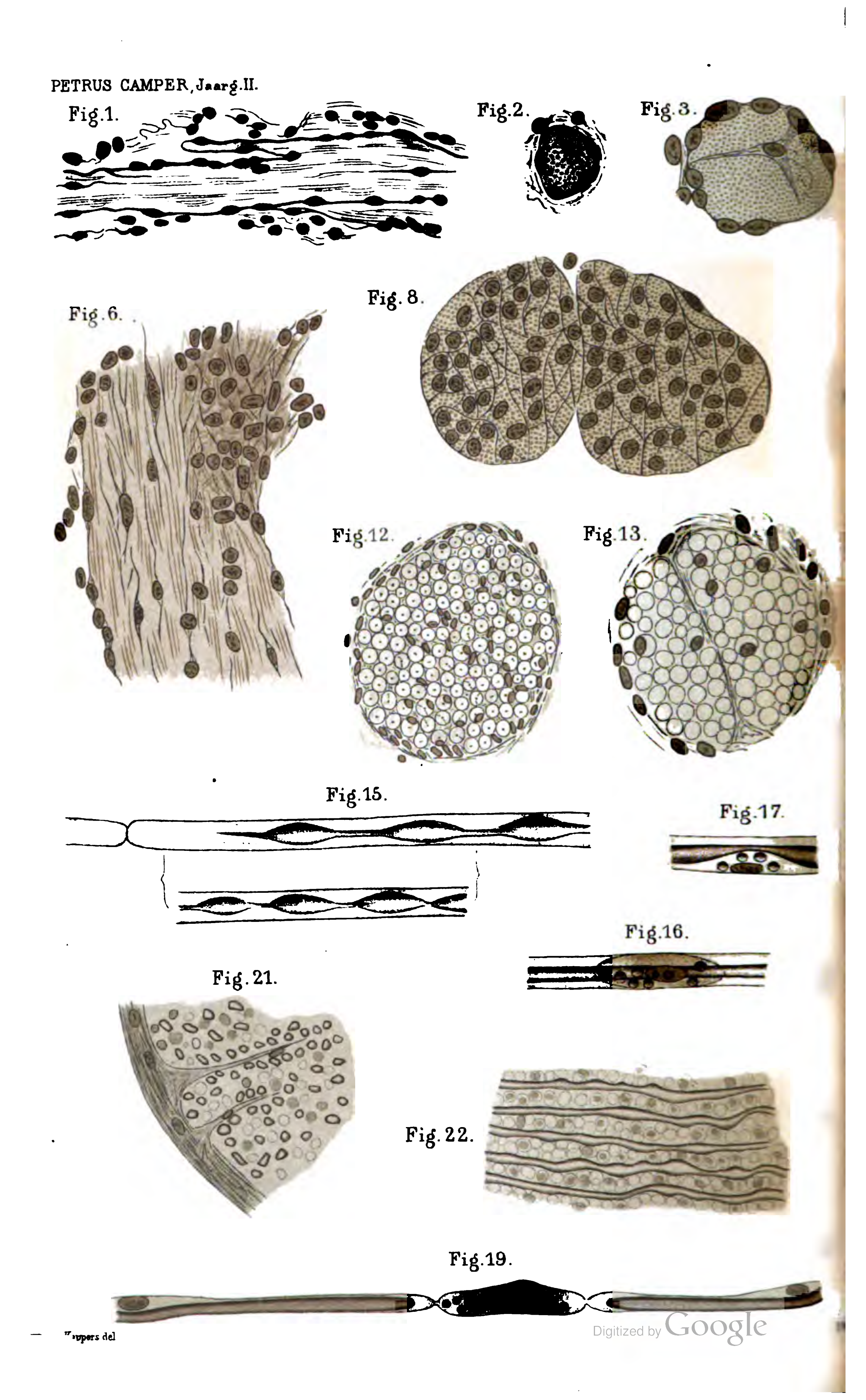
Fig. 24. Cellules myéliniques de Vignal pourvues de gouttelettes myéliniques du même foetus. Acide osmique.

Fig. 25. Cellule de la névroglie entre deux varicosités d'un cylindre-axe.

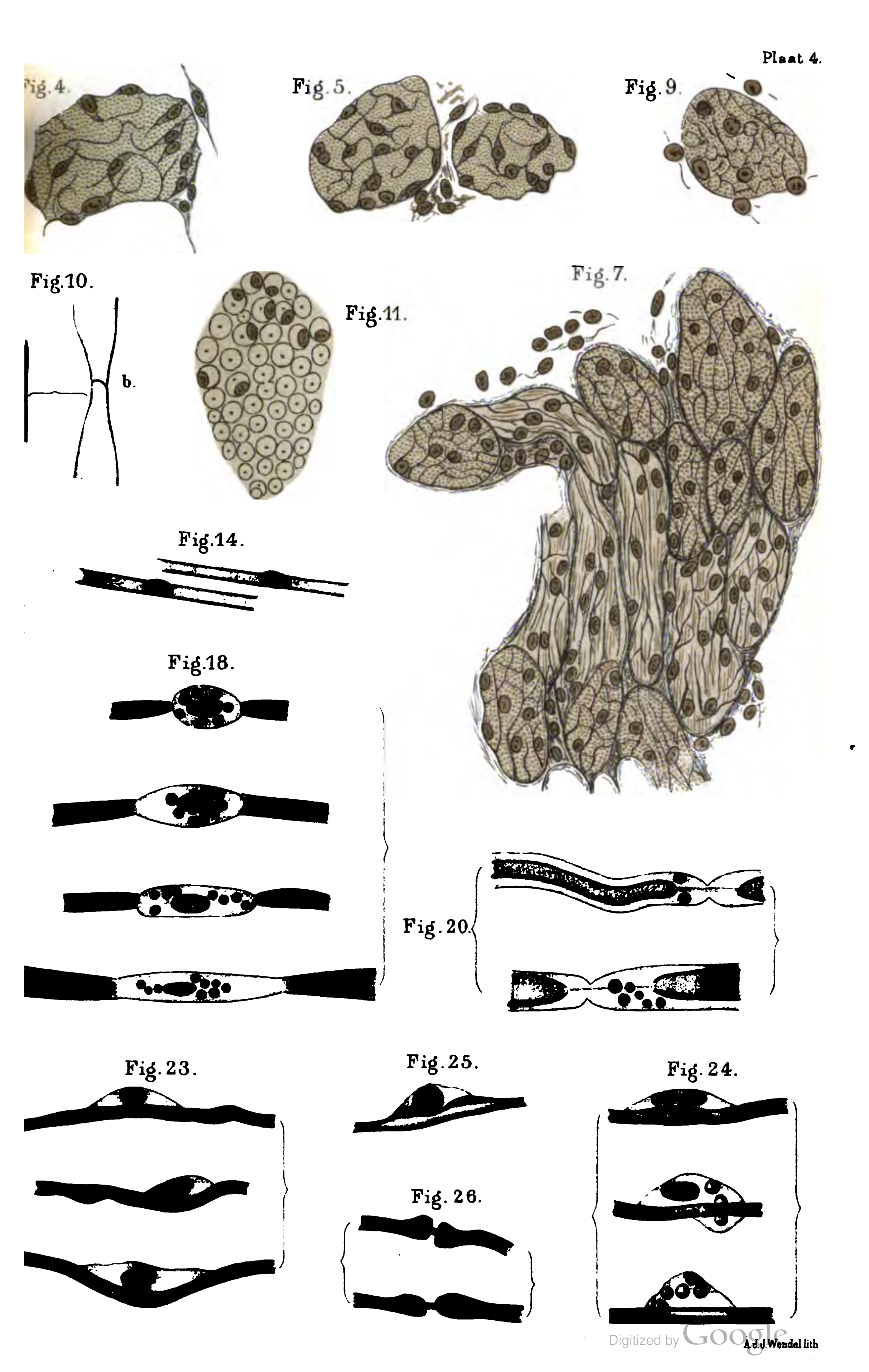
La cellule se distingue des cellules myéliniques par son noyau plus rond et son protoplasme moins considérable.

Du même foetus. Acide osmique.

Eig. 26. Interruption de la gaîne médullaire entre deux gonflements claviformes. Foetus de vache de 45 c.M. Acide osmique.


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 6.
Fig. 8.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 15.
Fig. 17.
Fig. 16.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 19.

Kuypers del


Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 9.
Fig. 10.
b.
Fig. 11.
Fig. 7.
Fig. 14.
Fig. 18.
Fig. 20.
Fig. 23.
Fig. 25.
Fig. 24.
Fig. 26.
Ad.J.Wendel lith

ÜBER EINE MISSBILDUNG DES MENSCHLICHEN AUGES.

VON

W. M. DE VRIES.

(Aus der Universitätsaugenklinik in Amsterdam.)

(Mit Tafel 5 und 4 Figuren im Text.)

In den folgenden Zeilen beabsichtige ich, über eine Missbildung des menschlichen Auges zu berichten, welche gerade durch die relativ einfachen Verhältnisse welche hier vorliegen von Bedeutung ist für das Verständniss der Genese des Mikrophthalmus und verwandten Anomaliën. Ich finde desto mehr Veranlassung für die Publication dieser Untersuchung da ich in der Gegend des Opticuseintrittes auf Verhältnisse gestossen bin die meines Wissens bis jetzt in der Litteratur noch nicht anatomisch beschrieben worden sind. Es wurden in vivo bei dem zehnmonatlichen Kinde, bei dem der bezügliche Bulbus enucleïrt worden war, im rechten Auge ausser einem Iriscolobom an typischer Stelle, weisse Massen hinter der Linse wahrgenommen, über welche Blutgefässe sich schlängelten. Wegen Vergrösserung dieser weissen Massen wurde zur Enucleation entschlossen. Herr Prof. Straub, beauftragte mich mit der Untersuchung des Objectes.

Das Auge besitzt äusserlich eine normale Form und Grösse, ins besondere sind keine pathologische Vorwölbungen zu konstatiren. Die Maasse entsprechen dem Alter des Individuums (Weiss (1), Halben (2)).

Hornhaut vertical	9	m.m.
„ horizontal	10	„
Augenachse	20	„
Hornhaut—N.opticus	19	„
Verticaler Durchmesser	19	„
Horizontaler Durchmesser	20	„

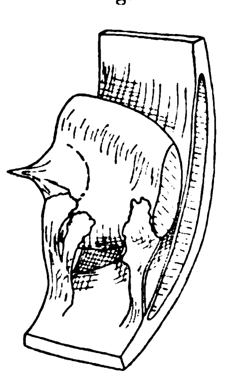
Der Opticuseintritt liegt deutlich ein wenig nasalwärts von dem hinteren Augenpol. Die wenig getrübte Hornhaut lässt die Iris durchschimmern, mit dem Colobom. Dasselbe findet sich unten medial. Hinter der Pupille erblickt man die in Folge der Formolhärtung getrübte Linse. Wenn man im Dunkelzimmer das ungeöffnete Auge bei durchfallendem Lichte untersucht, so sieht man

die ganze Pupille leuchten, nur tief hinter derselbeu ist ein Schatten zu sehen, der mit Wahrscheinlichheit am hintern Linsenpol zu localisiren ist und nach unten medial, in der Richtung des Colobomes verläuft.

Das Auge wurde in allmählig stärkerem Alcohol nachgehärtet und durch Abtrennung eines lateralen Segmenten geöffnet, wobei der Schnitt einer durch Colobom und N. opticus gezogenen Ebene parallel verlief. Sofort zeigte sich jetzt dass der Mitte der Linsenhinterfläche ein kleiner weisser Kegel aufsass, von dessen Spitze ein feiner Faden in die Richtung des N. opticus zog. Ausserdem wurden noch zwei pigmentirte Fortsätze sichtbar, die vom Ciliarkörper ausgehend denselben mit der Linsenhinterfläche verbanden, und mit den Rändern des Coloboma in Beziehung zu stehen schienen. Das Corpus vitreum war normal.

Das Auge wurde in Celloïdin eingebettet und parallel der obengenannten Ebene geschnitten, sodass die für unsere Untersuchung wichtigsten Schnitte gleichzeitig den N. opticus, das Linsencentrum und das Coloboma iridis trafen. Bei der mikroscopischen Untersuchung stellte es sich heraus, dass die anatomischen Verhältnisse weniger einfach waren als man es bei bloss makroscopischer Betrachtung erwarten sollte. Ich entschloss mich desshalb von demjenigen Teil des Auges, der bei der Untersuchung der Schnitten am schwersten verständlich war, ein Wachsmodell anzufertigen. Es ist dasselbe zusammengesetzt aus 88 Schnitten von 40 mikra Dicke. Es geschah bei $12\frac{1}{2}$ facher Vergrösserung.

Fig. 1.



Dieses Modell, das in Fig. 1 abgebildet worden ist, erleichterte mir wesentlich das Verständniss der Beziehungen in der Region des Coloboma. Ich wende mich zunächst zur mehr detaillirten Beschreibung der Eigentümlichkeiten der vorderen Augenhälfte.

Fig. 2.

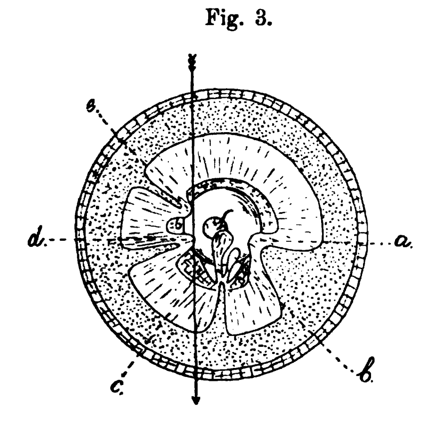


Die Textfigur 2 stellt die Iris in vorderer Ansicht dar, die Hornhaut ist abgetragen. Die Pupille ist ziemlich regelmässig eiförmig, die Spitze nach unten gewendet. Die Linse erscheint ein wenig nach oben gerückt. Die seitlichen Ränder des Coloboma sind scharf. Von der unteren Spitze des Coloboma geht ein Fortsatz nach oben ab, der ziemlich genau in der Mitte der Spalte verläuft, und dieselbe in eine nasale und temporale Hälfte trennt. Ungefähr in der

Mitte spaltet sich dieser Fortsatz gabelförmig, die beiden Aste sind ungleich dick, und divergiren nach oben, einen dreieckigen Raum zwischen sich fassend. Die beiden Spaltungsproducte verschwinden hinter den unteren Rand der Linse. Über ihr weiteres Schicksal unterrichtet Textfigur 3.

Diese Figur stellt in vergrössertem Maassstabe die vordere Hälfte des Bulbus dar vom Augen-Hintergrunde aus betrachtet. Die Linse liegt nicht genau central, erscheint ein wenig noch oben verschoben. Diese Figur unterrichtet uns vollständig über den Betragen der beiden, die Colobom-spalte durchziehenden Stränge, die wir oben schon teilweise beschrieben haben. Zunächst muss bemerkt werden dass der hinteren Fläche der Linse, und zwar ein wenig medial und unten eine Gewebsmasse aufsitzt, von kegelförmiger Gestalt. (Vergl. Fig. 4, Tafel 5.) Die breite Basis is fest mit der Linse verwachsen, und die zart ausgezogene Spitze des Kegels, setzt sich in einen feinen Gewebsfaden fort, der zum Opticuseintritt zieht, und als hauptsächlichstes Element die Arteria hyaloïdea enthält. Wie später ausführlicher aus einander gesetzt werden soll, besteht die konische Gewebsmasse aus gefässhältiges Bindegewebe. Die beiden, die Colobomspalte durchlaufenden Stränge, setzen ihren divergirenden Verlauf auch noch hinter der Linse eine Strecke weit fort um schliesslich mit letzterer sich zu verbinden. Der mediale dieser beiden Stränge geht dabei kontinuïrlich in dem unteren Teil der erwähnten kegelförmigen Gewebsmasse über. Ausser diesen beiden Strängen, die als die Colobomstränge unterschieden werden konnten, ziehen drei weitere Fortsätze zur Linsenhinterfläche, von denen einer lateral von den Colobom, die zwei anderen medial davon situïrt sind. Diese drei Fortsätze scheinen von der Ciliargegend auszugehen. Es beteiligt sich jedoch an ihrer Bildung nicht ausschliesslich das Corpus ciliare. Denn es schickt auch die Netzhaut, (in Fig. 3 punktirt) einen Auslaufer in der Richtung der Linse, der die Hinterfläche dieser Fortsätze teilweise bekleidet. Es muss erwähnt werden dass auch in der Richtung des Colobomstranges die Netzhaut einen Processus absendet. In Folge dieser Eigentümlichkeiten ist die Ora serrata sehr unregelmässig gestaltet, da sie vier radiär angeordnete schmälere oder breitere Ausläufer

Fig. 3.



in die Richtung der Linse schickt. Wie der Colobomstrang sind auch die drei übrigen Stränge mit der hinteren Fläche der Linse verwachsen, die kegelförmige Gewebsmasse wird jedoch nur von einem einzigen erreicht.

Mikroskopische Untersuchung.

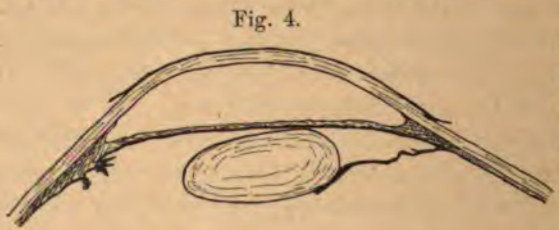
Es war von grösserer Bedeutung zu untersuchen wie sich die beiden Blätter der Augenblase in den abnormal entwickelten Strängen getragen. Denn erst nach Feststellung dieser Verhältnisse kann man auf Grund des zum Vorschein getretenen Baues den Versuch wagen, zu einer genetischen Erklärung dieser Anomalie uber zu gehen. Bei dieser Untersuchung stellte es sich nun rasch heraus dass die verschiedenen, sich an der Linsenhinterfläche festheftenden Stränge nicht nach einem gleichen Typus gebaut wären, sie weisen mehr oder weniger wichtige Differenzen auf.

Wir fangen unsere Beschreibung an mit dem am einfachsten gebauten Strange. Als solcher manifestirte sich der oben als lateraler beschriebenen (Fig. 3*a*).

In Textfigur 4 findet man ein Ubersichtsbild, einem Schnitt entnommen, der, parallel dem Pfeile in Textfigur 3, den erwähnten Strang durchzog. Dieser Schnitt durchstreift wohl die Linse, aber verläuft seitlich von der Pupille. Die untere Hälfte des Auges, wo sich der bezügliche Strang vorfand, ist in der Figur rechts gekehrt.

In der oberen Hälfte des Auges, — in der Figur nach links gewendet, trifft man normale Verhältnisse, die Processus ciliares und die Zonula sind gut ausgebildet. Im Bereiche des Stranges dagegen finden sich ganz abnormale Verhältnisse. Von der Innenseite des Bulbus, und zwar in kurzer Entfernung hinter der Margo ciliaris iridis, macht sich ein zarter Strang frei, der zur Augenachse gerichtet, mit der Hinterfläche des Iris divergirend zur Linse zieht. Es erreicht der Strang dieses Gebilde ein wenig hinter dessen Äquator und verwächst an dieser Stelle mit demselben. Er bekleidet die Linse eine Strecke, um an der hinteren Fläche angelangt zu enden.

Fig. 4.



Ueber die zusammensetzung dieses Stranges orientiert Fig. 1 auf Tafel 5. Diese Figur stellt bei stärkerer Vergrösserung den peripheren Teil des Stranges dar. Wie diese Figur lehrt besteht der Strang aus einer epithelialen Doppelmembran, derer beide Blätter

nicht durch Bindegewebe von einander getrennt sind. Man kann die Blätter als das vordere und hintere unterscheiden. Das hintere Blatt ist pigmentfrei, besteht anfangs aus Netzhaut und weiter linsenwärts aus einschichtigem Epithelium. Es ist die direkte Fortsetzung der Pars optica retinae. Dieses Blatt schlägt sich am freien, der hinteren Linsenfläche aufliegenden Ende des Stranges in das vordere Blatt um. Letzteres ist pigmentirt, und besteht nur aus einem einschichtigen Epithel. Es zieht peripherwärts, biegt sich, am Corpus ciliare angelangt nach vorne um, bekleidet die hintere Fläche des Corpus ciliare und setzt sich in das Pigmentepithel der Iris fort.

Aus diesem Befund geht hervor das der laterale Strang nur besteht *aus einer Duplicatur des inneren Blattes des Augenbechers.* Wie weiter aus der Tafelfigur ersichtlich bekleidet das äussere Blatt des Augenbechers ununterbrochen das Corpus ciliare, ist an der Bildung des Stranges nicht beteiligt. In der Figur 1 auf Tafel 5 erscheint die hintere Lamelle des Stranges als die dunklere, wiewohl gerade diese pigmentlos war. Es muss zur Erklärung dazu bemerkt werden dan diese Figur angefertigt ist nach einem Schnitt, in dem das Pigment durch den von Grunert (3) angegebenen Verfahren entfernt worden war.

Am unteren medialen Strange, — in Textfigur 3 mit *d* angedeutet — treffen wir ein von der obenstehenden Beschreibung abweichendes Verhalten. Den Aufbau dieses Stranges deutlich zu machen bezweckt Fig. 2 auf Tafel 5. Zur Orientirung des in dieser Figur Sichtbaren muss vorher bemerkt werden dass die Schnitte angefertigt sind in einer der Richtung des Pfeiles in Textfigur 3 parallellen Ebene. Der bezügliche mediale Strang *d* wird mithin nicht seiner Länge nach, sonder schräg getroffen. Und in Fig. 2 auf Tafel 5 habe ich einen Schnitt abgebildet wo der Strang gerade die Linsenhinterfläche berührt. Die nach vorn, der Iris zugekehrte Seite ist in der Figur nach oben gelagert. Die Abbildung zeigt also die lentale Insertion des Stranges.

An der Linse sind das Epithel, und weiter noch kernhaltige Linsenfasern zu sehen. Am Strange sind drei Lagen zu unterscheiden. Das Centrum, oder die mittlere Lage wird von einer bindegewebigen Masse gebildet, in der zahlreiche Gefässe eingebettet sind. Die vordere und hintere Fläche dieser Grundmasse sind von einer ununterbrochenen Epithellamelle bekleidet. Doch sind das Epithelbelag an der vorderen und an der hinteren Seite different. Auf der hinteren, dem Corpus vitreum zugekehrten Seite ist es sehr evident das die Epithelbekleidung aus einer Doppelschicht besteht, derer Blätter desto deutlicher sich von einander abheben, da die äussere pigmentfrei ist, die innere dagegen, die unmittelbar der

Bindegewebsmasse aufliegt stark pigmentirt erscheint. Die Abgrenzung beider Blätter wird nach dem Ende des Stranges hin undeutlicher, da sich jetzt auch in den Epithelzellen der äusseren Lamelle Pigment an zu häufen anfängt. Beide Blätter schlagen nun auf die Vorderfläche des Stranges über, und sind hier sehr stark pigmentirt, sodass von einer Trennungslinie zwischen beiden nichts zu sehen ist.

Eine Vergleichung mit dem oben beschriebenen lateralen Strange, lehrt dass die Natur des medialen eine ganz andere ist. Dort handelte es sich nur um eine einfache Duplicatur des inneren Blattes des Augenbechers, hier dagegen trifft man einen Bau der den Hauptcharakteren nach mit jenem eines Processus ciliaris übereinstimmt. Denn an der epithelialen Bekleidung des die Grundmasse des Stranges bildenden Bindegewebes, sind beide Blätter des Augenbechers beteiligt. Und man wird dann auch nicht weit Fehl gehen, wenn man diesen Strang einfach als einen Processus ciliaris deutet, der sich verlängert hat, weil er der Hinterfläche der Linse adhärent geworden war. Doch besteht eine, sei es auch weniger wichtige Differenz zwischen diesem Strang und einem Processus ciliaris. Denn bei letzterem ist die äussere, dem Corpus vitreum zugekehrte Epithellamelle pigmentfrei, die innere dem Bindegewebe zugekehrte Lamelle pigmentirt, während bei unserem Strange teilweise beide Blätter pigmentirt sind (d. h. an der Vorderseite).

Von den beiden bis jetzt besprochenen Strängen prinzipiell verschieden sind in ihrer Zusammensetzung und morphologische Bedeutung die beiden, die Colobomspalte durchziehenden Stränge. Wie oben aus einander gesetzt worden ist, entstehen diese beide als Teilungsprodukte eines einzigen Stranges, der sich an der nach unten gekehrten Spitze des Coloboma frei macht. Beide Stränge enden hinter der Linse, der grössere ist mit der kegelförmigen Gewebsmasse in Zusammenhang die sich auf der hinteren Fläche der Linse befindet. Ueber die Zusammensetzung dieser Gebilde sei nun Folgendes bemerkt. In Fig. 3 Tafel 5 ist bei mittelstarker Vergrösserung ein Schnitt durch das peripheren Ende des Colobomstranges wiedergegeben. Er stellt die unmittelbare Fortsetzung dar des Corpus ciliare. Es ist schwierig aus zu sagen wo letzteres endet und der eigentliche Strang beginnt, der Übergang ist ein sehr gleichmässiger. Und auch die sonstigen anatomischen Verhältnisse lassen uns hier im Stiche. Denn zwar ist das Corpus ciliare an seiner dem Corpus vitreum zugekehrten Seite mit einer doppelten Epithellamelle austapeziert, allein die Natur dieser Epithelien ist nicht jene, die man an dieser Stelle erwarten sollte. Denn das innere Blatt ist nicht wie sonst aus einschichtigen pigmentfreien

Elementen aufgebaut, sondern es ist zum Teil wenigstens, die Netzhaut selbe. Im Gebiete des Colobomstranges doch sieht man dass die beiden Blätter der Tunica interna des Augapfels von der Innenfläche der Bulbuswand auf die hintere Seite des Corpus ciliare übertreten. Das innere Blatt behalt eine Strecke weit noch gänzlich seinen histologischen Charakter als Netzhaut bei und erst ungefähr in der Mitte zwischen Bulbuswand und Linsenaequator geht es in einschichtiges pigmentfreies Epithel über. Derart modifizirt setzt sich jetzt die innere Lamelle centralwärts fort, bis sie die der hinteren Linsenfläche aufsitzende kegelförmige Bindegewebsmasse erreicht hat. Hier biegt sie sich in die äusseren pigmenthaltigen Epithelschicht um. Letztere kehrt, der Hinterfläche des Corpus ciliare angeschmiegt, zum Bulbuswand zurück.

Die anatomische Deutung dieses Zustandes ist eine ganz einfache. Es leuchtet doch sofort ein, dass die hier hinter der Linse sich findende Umschlagstelle der pigmentfreien in die pigmentführende Epithelschicht dem Augenblasenrand entspricht. Wir haben hier also nicht zu tun mit einer pathologisch entwickelten Duplicatur des Augenbechers oder eines seiner Blätter, sondern mit dem Rande des Augenbechers, der hier eine Strecke weit, statt seine normale Lage, vor der Linse ein zu nehmen, in Folge des substantiellen Zusammenhanges mit der kegelförmigen Bindegewebsmasse, hinter die Linse geraten ist. Der Colobomstrang stellt in Wirklichkeit somit eine Portion des vorderen Teils der Augenblase dar und wäre der Iris analog zu stellen. Die Richtigkeit dieser Deutung wird durch weitere Beobachtungen statuïrt. Denn die, die vorderen Augenkammer begrenzende Masse besteht aus dem Iristroma gleich gebautem Bindegewebe. Dasselbe bildet eine Brücke die das Gewebe des Corpus ciliare mit dem Bindegewebskegel, welcher der Hinterfläche der Linse aufsitzt, verbindet. Diese Brücke ist pigmentreich und führt Gefässe.

Nämliches Verhalten, wie bei dem grösseren, besteht bei dem schmäleren mehr lateral verlaufenden Strang im Colobomgebiet (Textfig. 3*b*). Dieser jedoch is nicht an dem Bindegewebskegel, sondern unmittelbar an der Linse adherent. An der Verwachsungsstelle hangen somit Augenblasenrand und Linsenkapsel mit einander zusammen. Dieser Strang ist an seiner vorderen Fläche nur teilweise von Bindegewebe überkleidet. Dasselbe streckt sich nicht bis zur Linse aus, sondern es treten nur einige Gefässe aus, die zwischen Augenblasenepithel und Linsenkapsel verlaufend dem Bindegewebskegel zustreben und mit den Gefässen desselben in Verbindung stehen. Diese Gefässe müssen demnach als der Tunica vasculosa lentis zugehörend betrachtet werden. Die Deutung des mikroskopischen

Bildes dieses Stranges wird durch den Umstand erschwert dass das hintere pigmentfreie Blatt dieses Stranges eine Duplicatur bildet. Am reconstruïrten Wachsmodell sieht man dann auch einen nach lateral offenen Blindsack oder Recessus, dessen beide Wände in den diese Region durchstreifenden Schnitten als doppelte Epithellamellen sichtbar werden. In Figur 5 auf Tafel 5 häbe ich einen derartigen Schnitt abgebildet. Es gehen von Corpus ciliare zwei epitheliale Doppelmembranen aus. Die hintere ist gänzlich pigmentfrei die vordere nur in dem hinteren Blatt. Die vordere ist teilweise von Bindegewebe überkleidet. Dieses eigentümliche Verhalten wird begreiflich wenn man in Bemerkung zieht dass dieser Schnitt durch den blindsackartigen Recessus des lateralen Colobom-Stranges geführt ist, die beiden Doppelmembranen sind dessen vorderer und hinterer Wand, die Umschlagstelle ist der Rand der Stranges.

Das Bindegewebe, welche die Verbindung vermittelt des, der Linsen-Hinterfläche aufsitzenden Bindegewebskegels mit dem Corpus ciliare erfordert mit ersterem zusammen noch eine mehr eingehende Beschreibung, besonders mit Hinsicht auf die Gefässverhältnisse. Die Arteria hyaloïdea, die eine deutliche Wand mit längs und quer verlaufenden Kernen besitzt, ist vollständig von einem Mantel umhüllt, der dem Gefäss nur lose anliegt. Dieser Mantel besteht aus Bindegewebe mit längsovalen Kernen die nur in einer einzigen Schicht angeordnet sind. Bei der Papilla nervi optici und da wo er am Bindegewebskegel sich anheftet zeigt diese Hülle eine trichterförmige Erweiterung. Sobald die Hülle sich mit den Bindegewebskegel verbunden hat wird sie viel mächtiger und begleitet die Arterie noch eine Strecke weit in den Kegel hinein. Gleichzeitig schmiegt sie sich der Gefässwand enger an. Es zerfällt jetzt das Gefäss in Äste die jeder für sich neue Sprossen treiben, sodass der ganze Kegel aus einem Gefässconglomerat aufgebaut erscheint, das aus der Endverzweigung der Arteria hyaloïdea mit zugehörigem Bindegewebe besteht. Die Äste sind jedoch nicht alle auf dem Kegel beschränkt, einige treten aus der Masse zum Vorschein, und verzweigen sich an der Hinterfläche der Linse, ja einige gehen sogar bis über den Aequator dieses Gebildes, und vermitteln eine Verbindung mit Irisgefässen als Überreste der Membrana pupillaris. Wie aus dem Studium der Schnittserie hervorgeht sammelt sich das Blut aus dem Kegel hauptsächlich in einer grösseren Vene, die in dem Colobomstrang verlaufend zur Ciliargegend zieht und wahrscheinlich in einer Vena vorticosa einmündet. Ausser dieser grösseren Vene gehen noch einige kleineren Gefässe aus dem Kegel in den Verbindungsstrang über; anderseits giebt der Circulus arteriosus iridis major, der gerade im Colobomgebiet einen Zweig, aus

dem Corpus ciliare herkommend. erhält, einige kleineren Äste an den Verbindungsstrang ab. Die Gefässverhältnisse sind mithin derart auf zu fassen dass die Arteria hyaloïdea den Blutzufuhr zum Bindegewebskegel besorgt, der Circulus arteriosus iridis major dagegen dem Verbindungsstrange Blut zuführt. Zwischen beiden Gefässbezirken besteht ausreichende Kommunication. Grössenteils wird das Blut durch die grosse Vene des Bindegewebsstranges abgeleitet, vielleicht zum kleineren Teil der Linsenkapsel entlang in die Membrana pupillaris und so in die Irisgefässe geführt. Schliesslich muss noch hervorgehoben werden dass in der Bindegewebsbekleidung beider Stränge des Colobomgebietes sich Bündel glatter Muskelfasern befinden die vom Musculus ciliaris ausgehend, in der Längsrichtung der Stränge verläufend, zur Linse ziehen, ohne jedoch dieselbe zu erreichen. In Fig. 3 und 5 auf Tafel 5 sind diese Muskelbündel abgebildet worden.

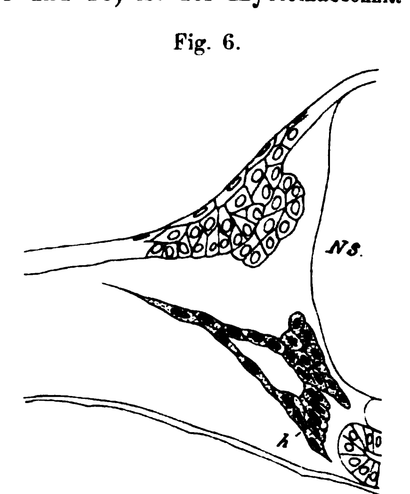
Ich wende mich jetzt zur Beschreibung der eigentümlichen von der Norm abweichenden Verhältnisse die sich in der Gegend der Opticuseintrittes vorfanden. Da diese Erscheinungen in direktem Zusammenhang mit der Arteria hyaloïdea stehen, können wir bei unserer Beschreibung am Besten von diesem Gefäss ausgehen.

Wie schon oben bemerkt worden ist, durchsetzt die Arteria hyaloïdea das Corpus vitreum bis zur Hinterfläche der Linse wo sie sich in dem Bindegewebskegel verzweigt. Während ihres Verlaufes durch den Glaskörper ist sie, wie gleichfalls schon hervorgehoben wurde, von einem zarten Bindegewebsmantel umhüllt, der dem Gefässe nur lose anliegt und vielleicht als Lymphscheidenwand zu deuten ist, der den perivascularen Lymphraum gegen das Corpus vitreum abgrenzt. Verfolgt man diesen Mantel nach hinten, so sieht man, dass er etwa 1 m.m. vor dem Opticuseintritt trichterförmig sich erweitert, der Wand entfernt sich von der Arterie, und es entsteht ein weiter Hohlraum um letztere. Von aussen betrachtet würde dieser Teil der Scheide kegelförmig erscheinen; die Basis des Kegels ruht auf dem nasalunteren Teil der Papilla nervi optici. Der Bindegewebsmantel biegt sich allmählig mehr von der Arterie weg, um in dem Niveau der Sehnervenpapille mit der Membrana limitans interna zu verschmelzen. In Fig. 5 auf Tafel 6 ist ein Längsschnitt durch diese Region abgebildet worden. Der Bindegewebsmantel *k* ist schräg getroffen, dadurch erscheint er viel dicker als in der Wirklichkeit der Fall ist. Innerhalb dieser Hülle beobachtet man einen Raum, der teilweise durch Gefässe ausgefüllt ist. Nur das Studium sämmtlicher durch diese Gegend geführten Schnitten ist im Stande Aufklärung über die hier vorliegenden Gefässverhältnisse zu geben. Auf Grund dieses Studiums hat sich Folgen-

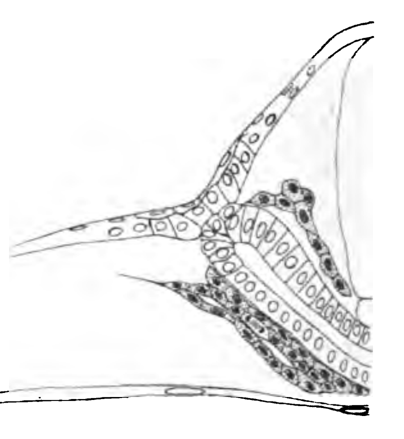
dem vorhergehenden Schnitt sich gezeigt hatte und jetzt nicht mehr getroffen worden ist.

Auch jetzt noch (Tekstfigur 8 und 13) ist der Myotomabschnitt von dem Seitenplattenabschnitt deutlich zu trennen. Die Chorda hört hier als selbständiges Gebilde auf. Anstatt derer sehen wir hier die Myotomabschnitte durch eine die Medianebene überbrückende Quercommissur mit einander verbunden (Tekstfig. 13) welche auch schon früher (Fig. 3 auf Tafel 8) zu erkennen war und in späteren Stadien noch lange erhalten bleibt. Diese Commissur, von der in einem späteren Abschnitt noch ausführlicher die Rede sein wird, mit der bei Selachiern von manchen Forschern beschriebene Sclerotomcommissur homolog, wird mehr nach vorn durch die schon in dem Stadium, dem die Tekstfiguren 1 bis 9 und 10 bis 15 entnommen sind, deutlich hervortretende ventrale Ausbuchtung des Infundibulums unterbrochen. Nach hinten hängt sie jetzt noch ununterbrochen mit der Chorda zusammen.

Fig. 6.



Figur 7.



Tekstfigur 8 giebt ein Bild des Mesoderms in der Gegend des Infundibulums, Tekstfigur 9, der Gegend der Augenblasen (*au*) entnommen, zeigt die nach vorn gerichtete frei auslaufende Spitze des Kopfmesoderms; Tekstfigur 13, wie die ganze Serie (Figur 10 bis 15) einem nur um ein Geringes älteres Stadium entnommen, zeigt das Mesoderm hinter dem Infundibulum, Tekstfigur 14 dasselbe in der Gegend der Augenblasen, Tekstfigur 15 wiederum die letzten Ausläufer des Kopfmesoderms. In Tekstfigur 16 habe ich noch einen Schnitt durch die Gegend der Augenblasen bei einem anderen Embryo dargestellt, um zu zeigen wie constant diese Verhältnisse sich in den Praeparaten zeigen. Wie man sieht, nimmt das ganze Mesoderm hier zwar einen rudimentären Cha-

rakter an, aber der jetzt ventral und lateral gelegene Seitenplattenabschnitt ist auch jetzt noch immer deutlich von dem Myotomabschnitt zu

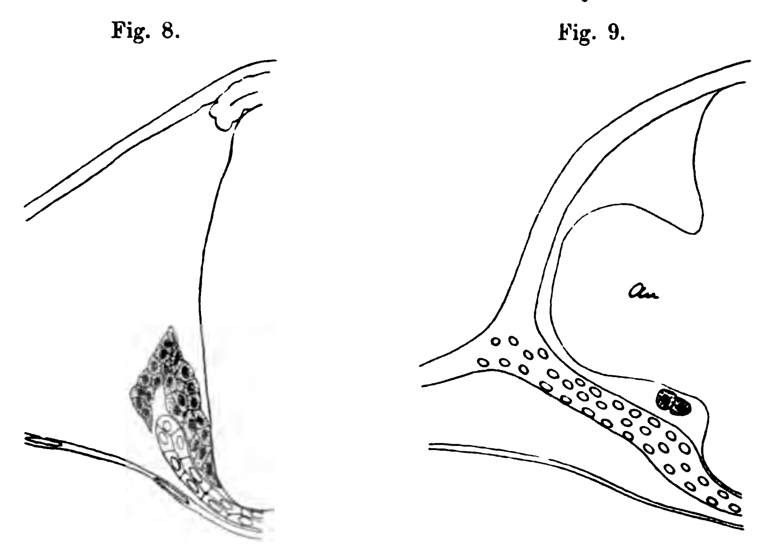


Fig. 8. Fig. 9.

trennen. Die Pericardialplatte (*p*) verliert die Höhlung, wird solid, und wird in zwei Zungen ausgezogen, welche fast bis eben so weit nach vorne reichen als die darüber liegenden Myotomzellen (*m*). Nur im vorderen Bezirke der Keimanlage sind sie nicht mehr sichtbar und sind in den Querschnitten (Tekstfig. 9 und 15) nur die dem ersten Kopfsomit des Längsschnittbildes entsprechenden, frei in den engen Raum zwischen Entoderm und Gehirn hineinragenden Mesodermzellen vorhanden. Wie gesagt, enden die vorderen Myotome hier frei, und stehen nicht mehr mit der jetzt schon mit dem Ectoderm verschmolzenen vorderen Mesodermmasse in Verbindung, welche in der Fig. 4 auf Tafel 8, einem jüngeren Stadium entnommen als seitliche Ausbuchtung des Meso-entoderms *ohne* Zusammenhang mit dem Ectoderm sichtbar war.

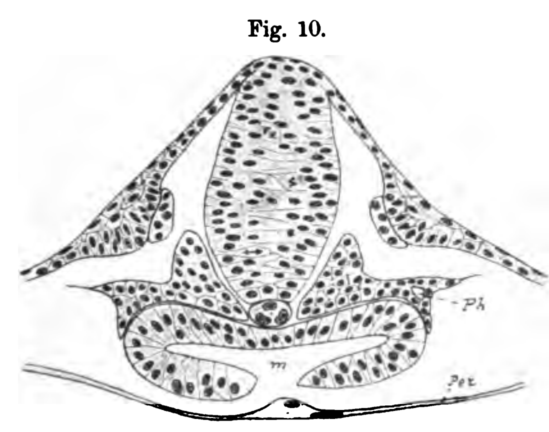


Fig. 10.

Fig. 10—15 Querschnitte durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 16 Paar Urwirbel. (Beschreibung im Tekst.)

Die Myotome nehmen also in der vorderen Kopfregion eine andere Lage in Bezug auf die Seitenplatte ein als mehr nach hinten.

Fig. 11.

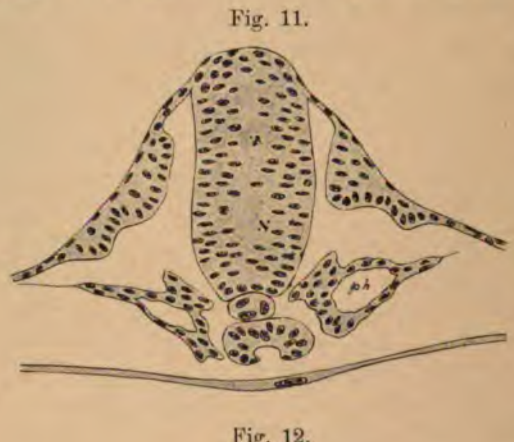
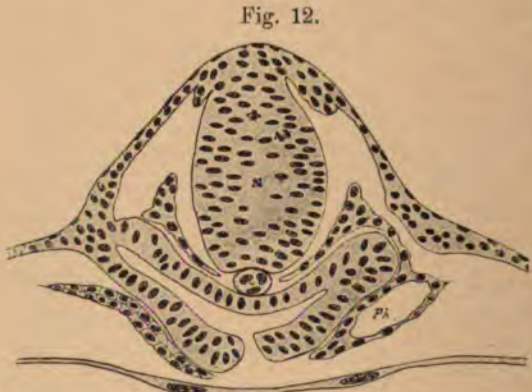
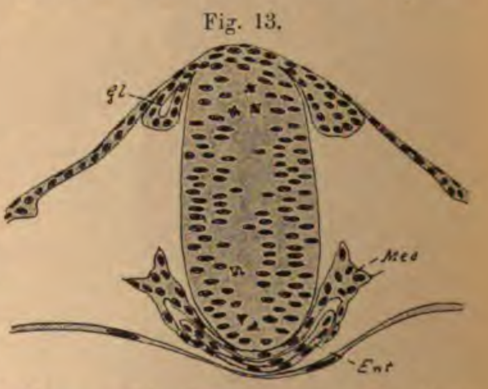


Fig. 12.



Im Rumpfe liegt die Seitenplatte lateral von den Myotomen, mehr nach vorn dehnt die Pericardialhöhle, nicht mit der übrigen Leibeshöhle in Verbindung stehend, sich mehr medial, ventralwärts, aus und die Myotome bilden in ihrer Gesammtheit allmählig eine in Segmente verteilte Leiste auf der Pericardialplatte, welche in der vordersten Region des Kopfes dünner und schmäler werdend, über das Vorderende der jetzt nur noch durch einzelne Zellen repräsentierten Pericardialplatte hinausragt und oberhalb der vorderen Verdickung des Meso-entoderms beiderseits frei endet. Die Kopfmesodermabschnitte reihen sich den Rumpfmyotomen ununterbrochen an.

Fig. 13.



In späteren Stadien erlangen die Mesodermabschnitte, die vorderen Kopfsomiten, eine deutliche centrale Lichtung, und auch hierin reihen sie sich ungezwungen an die hinteren Kopfmyomeren und die vordersten Rumpfmyomeren an, denn auch diese weisen eine kleine Höhlung auf. Die Figur 6 auf Tafel 8 giebt einen Längsschnitt

durch ein solches Stadium wieder, die Figuren 7 bis 12 auf Tafel 8 Querschnitte aus einer Querschnittserie eines gleichaltrigen Stadiums.

Der Längsschnitt der Fig. 6 braucht keine weitere Beschreibung. Die Ohrblase, welche in der Fig. 5 nur als eine Verdickung des Ectoderms sichtbar war, hat sich jetzt vollständig vom Ectoderm losgelöst und bildet eine längliche geschlossene Blase (*o*). Vor der Ohrblase sieht man das Acustico-facialis Ganglion, hinter der Ohrblase sieht man die Verdickung des Ectoderms und die vom Centralnervensystem gelieferte Portion des Ganglion laterale Vagi angeschnitten. Mehr nach vorn ist das Ganglion Trigemini angeschnitten. Der Oesophagus hat sich stark verlängert, der Kiemengang, hier im Querschnitt sichtbar (*k*) hat sich weiter von der Magenerweiterung (*m*) entfernt. Wie in der Fig. 5 so ist auch hier von den hintersten Kopfmyomeren hinter der Ohrblase nur die äusserste laterale Partie getroffen worden. Die vorderen Kopfsomiten sind jedoch in dem Schnitt sichtbar. Sie weisen jetzt eine deutliche Lichtung auf, sind aber zugleich schon weit unregelmässiger als im vorigen Stadium; es treten schon die Spuren der Verschmelzung auf, welche später in noch ausgedehnterem Maasse sich zeigen werden.

Fig. 14.

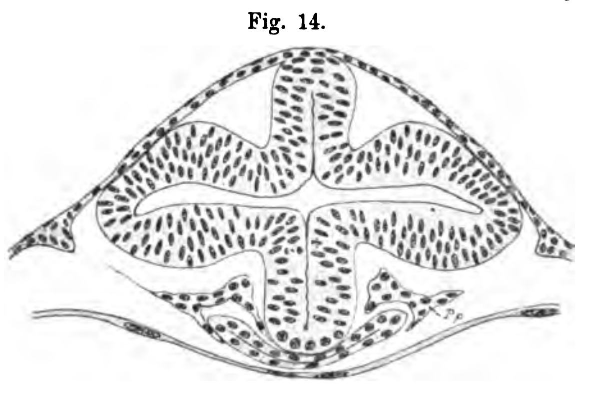
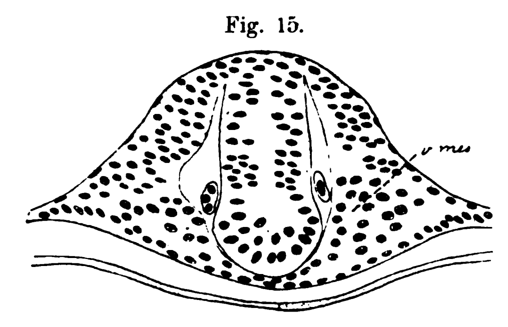


Fig. 15.



Sehr instructiv sind jetzt die Querschnittbilder (Fig. 7 bis 12).

In der Figur 7 (Taf. 8) ist die vordere Kuppe der Magenerweiterung (*m*) noch gerade in dem Schnitt sichtbar unterhalb des Oesophagusquerschnittes. Man sieht im Ectoderm beiderseits die Verdickung der Seitenorgananlage und das zugehörige Ganglion laterale vagi. Die somitale Partie des Kopfmesoderms sitzt als ein kleiner hohler Knopf der Pericardialplatte auf. Die äusserst dünne lang ausgezogene laterale Partie der Pericardialhöhlenwandung ist mit dem Ectoderm verbunden.

Der Schnitt dem die Figur 8 entnommen ist, geht gerade durch die Mitte der Ohranlage welche eben im Begriff steht sich vom

Fig. 16.



Querschnitt durch die Augenblasenausstülpung eines etwas älteren Embryos, als dem die Tekstfiguren 10 bis 15 entnommen sind.

Ectoderm abzuschnüren. Die beiderseitigen Pericardialhöhlen sind unterhalb des Oesophagusquerschnittes verschmolzen, etwas mehr nach vorn tritt die Herzanlage auf. Von Interesse ist, dass die Somiten hier in dieser Gegend kleiner sind als die mehr nach hinten liegenden und als die mehr nach vorne liegenden der Fig. 9, welche einem Schnitt in der Höhe des Trigeminusganglions entnommen ist. Zwischen beiden Schnitten liegen die Herzanlage und die Kiemenspalte. In den Figuren ist nichts davon sichtbar. Die mehr nach vorne liegenden Mesodermabschnitte sind noch zum grössten Teil solid. Nur bisweilen weisen sie eine kleine Lichtung auf. Die Figur 10 giebt die Region des Kopfes hinter dem Infundibulum wieder. Die Sclerotomcommissur (*s. c.*) ist noch sehr voluminös. Die folgende Figur 11 geht durch das Infundibulum gerade hinter den Augenblasen. Rechts ist die hintere Augenblasenkuppe angeschnitten.

Die letzte Figur dieser Serie (Fig. 12) geht durch die Augenblasen, gerade hinter dem Augenblasenstiel. Gleich wie in den zwei vorigen Figuren sind die Myotomabschnitte solid, die radiäre Lagerung der Kerne und Zellgrenzen weist jedoch auf eine Centrirung der Zellgruppen hin. Die vordere Zunge der Pericardialplatte, in den vorigen Figuren noch unterhalb der Myotomabschnitte sichtbar, ist hier verschwunden und hat sich schon in Mesenchym

aufgelöst. Später dehnt sich die Pericardialhöhle jedoch wieder mehr rostralwärts aus, wie es aus den Querschnitten der Figur 14 und aus den Medianschnitten Tekstfig. 18 und 19 auf Seite 465 und 466 hervorgeht.

Wenn man die ganze Querschnittserie durchmustert, findet man eine successive Abwechslung von hohlen und soliden Querschnitten der Kopfsomiten, welche in Uebereinstimmung mit dem Bilde des Längsschnittes, auf eine Zusammenstellnng des prootischen Kopfmesoderms aus mehreren Somiten hinweist. In den folgenden Stadien werden nun die somitalen Abschnitte von der Pericardialplatte losgelöst, die Lichtungen der einzelnen Somiten vergrössern sich und in den Schnittserien scheinen die verschiedenen Hohlräumen mit einander zu verschmelzen. So finden sich in der Serie eines nur um wenig älteren Stadiums, der die Figuren 13 und 14 entnommen sind, nur drei Paar Hohlräume hinter einander im prootischen Kopfmesoderm und sobald die Somiten sich noch stärker vergrössern und sich zu den eigentlichen dünnwändigen geräumigen Kopfhöhlen der Fig. 17 und 18 auf Tafel 9 ausgedehnt haben, scheinen auch diese letzten centralen Hohlräumen zu verschmelzen, bis beiderseits nur noch eine einzige geräumige dünnwändige Kopfhöhle vorhanden ist, welche sich in den Querschnitten von der Gegend hinter dem Infundibularfortsatz, wo sie noch durch die Sclerotomcommissur verbunden sind (Fig. 17), an beiden Seiten des Infundibulums entlang bis gerade hinter dem Augenblasenstiel (Fig. 18) ohne Unterbrechung des Lumens verfolgen lässt. Hier enden die beiden Kopfhöhlen abrupt, aber das Kopfmesoderm, d. h. die Zellen des ersten Somitenpaares sind noch weiter zu verfolgen. Sie bilden aber hier keine von definitiven Wandungen umschlossene Höhlen mehr, sondern scheinen schon in Begriff zu stehen, sich in Mesenchym aufzulösen. Die Grenzen, wenn auch schon ziemlich umbestimmt, sind noch zu erkennen.

Dass die späteren geräumigen dünnwändigen Kopfhöhlen wirklich aus einer Verschmelzung von mehreren kleineren Kopfhöhlen entstanden sind, scheint mir unzweideutig aus den zwei sagittalen Längsschnitten Fig. 15, Tafel 8 und Fig. 16, Taf. 9 hervorzugehen.

Die beiden Schnitte entstammen demselben Praeparat. An der einen Seite der Medianlinie waren die drei kleinen an einander grenzenden Kopfhöhlen der Fig. 15 vorhanden, und an deren Stelle fand sich an der anderen Seite der Medianlinie nur die einzige geräumige Kopfhöhle der Fig. 16, Tafel 9. Hinter dieser Kopfhöhle sieht man die Anlage eines grossen Blutgefässes, des späteren Sinus cephalicus, welche nichts mit dem System der Kopfhöhlen

zu tun hat. Unterhalb des Kopfdarmrohres sieht man das venöse Ostium des Herzens angeschnitten.

Diese ausgedehnte Verschmelzung in der Reihe der prootischen Kopfmesodermabschnitte hängt offenbar mit dem rudimentären Charakter des ganzen Systems zusammen. Denn obwohl die ganze Entwicklung des Kopfmesoderms sich, wie es aus obiger Beschreibung hervorgeht, hier bei den Muraenoiden weit weniger verworren und unklar gestaltet als bei den anderen Teleostiern wo sich kopfhöhlenartige Bildungen nachweisen liessen (Salmoniden, Esox Gregory), so bleibt doch der ganze Prozess der Segmentierung des Kopfmesoderms einen rudimentären und vorübergehenden Charakter beibehalten.

Diese Verschmelzung in dem Gebiete der Kopfhöhlen macht eine Homologisierung mit den Kopfhöhlen der Selachier unsicher.

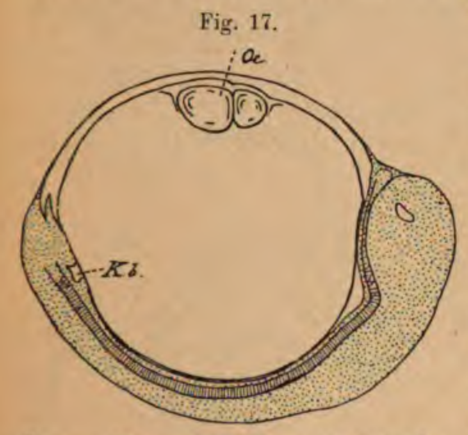
Aus der Wand der überbleibenden Kopfhöhlen gehen sicher der Musculus obliquus superior und der Musculus rectus externus hervor. Man sieht wie die untere mediale und die obere Wand sich verdicken, die Zellen sich verlängern und sich an die Augenkapsel anlegen, und gerade an derselben Stelle findet man später die definitiven Augenmuskeln. Es sind also in dem Kopfhöhlenpaar das zweite und dritte Myotom van Wijhe's enthalten. Aber allem Anschein nach gehen noch weitere Myotome in ihre Bildung ein. Gehen diese später verloren; oder bestehen, wie es Dohrn für die Selachier behauptet, schon die van Wijhe'schen Somiten aus mehreren mit einander verschmolzenen gleichwertigen Segmenten? Aus den vor dem Kopfhöhlenpaar gelagerten somitalen Zellgruppen gehen sehr wahrscheinlich die anderen Augenmuskel hervor. Ob alle, konnte ich nicht feststellen, weil die Grenzen schon bald unbestimmt werden. Haben wir es hier mit *einem* ursprünglichen Segmente oder mit mehreren zu thun? Auch bevor sich die Kopfhöhlen aus den Somiten entwickelt haben, sind in den Schnittbildern manchmal Andeutungen einer Verschmelzung vorhanden. Wie gross die ursprüngliche Zahl der Kopfsegmente ist, kann ich daher nicht angeben. Nach den Längsschnittbildern zu urteilen hat man acht prootische Somiten. Ob das aber alle distincte Somiten sind, oder ob schon Verschmelzung einzelner Somiten stattgefunden hat, oder ob vielleicht verschiedene dieser Somiten nur Teile derselben Somite vorstellen, kann ich nicht sagen. Die Verhältnisse an unserem Material erscheinen nicht hinreichend klar, um die Lösung dieser Frage mit Aussicht auf ein befriedigendes Resultat in Angriff zu nehmen.

Sicherer würde die Bestimmung der Zahl der postotischen Kopfmyomeren sein, wenn nicht hier die Schwierigkeit in der Bestimmung der Grenze zwischen Kopf und Rumpf auf so jungen Stadien aufträte.

Nun hat man hier bei den uns beschäftigenden Embryonen ein sicheres Kriterium zur Bestimmung dieser Grenze bei jungen Embryonen in der ganz scharf bestimmten und früh auftretenden Grenze der Magenerweiterung.

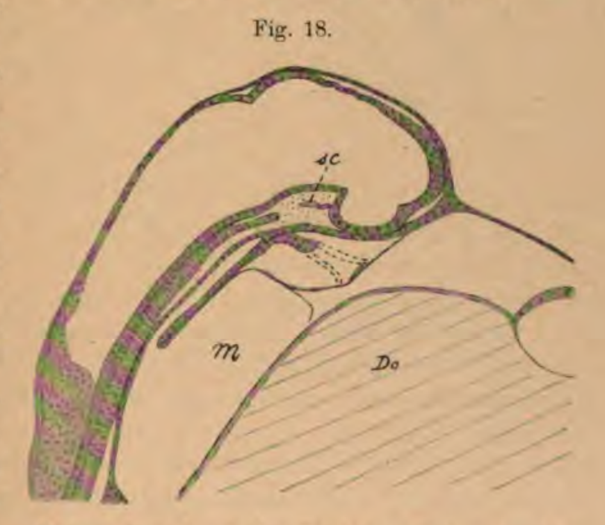
Wie schon auf Seite 455 erwähnt wurde, ist die hintere Grenze der Magenerweiterung schon erkennbar wenn das Darmentoderm noch als eine ganz flache Zellschicht dem Dotter aufliegt. Hinter dieser Grenze sind die Myotome alle einander gleich, und das Darmentoderm bildet eine dünne flache Zellschicht. An dieser Grenze werden auf einmal die Zellen hoch cylinderförmig, die Entodermschicht wird breiter, und wie schon erwähnt, fängt hier beim Bilden des Darmrohres ein anderer Bildungsmodus an, bei welchem anstatt durch Zusammenschieben der Zellen durch laterales Einfalten des Zellblattes ein offenes Rohr gebildet wird — ein Bildungsmodus welcher im ganzen Kopfteil vorherrscht. Der Magenabschnitt bildet sich genau in derselben Weise wie der Kiemengang.

Fig. 17.



Ei von Muraena N°. 1 nach Schluss des Blastoporus. Medianschnitt.

Fig. 18.



Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 37 Paar Urwirbel. *Do* = Dottermasse, *m* = Magenerweiterung, *sc* = Sclerotomcommissur.

Vergleicht man Medianschnitte durch junge Stadien (wie z.B. jener der Tekstfig. 17 und etwas ältere Stadien) mit einander, so sieht man, dass gerade an dieser Stelle eine auffällige Verdickung des Centralnervensystems stattfindet, welche die Gehirnmasse von dem Rückenmark abzugrenzen

scheint. Untersuchen wir diese und etwas ältere Stadien an Querschnitten, so sehen wir dass bis zu dieser Grenze die ectodermale Verdickung der Seitenorgananlage reicht, dass hier die Form der Myomeren sich zu ändern, die Pericardialhöhle sich zu zeigen anfängt (Tekstfig. 2 und 3) Gerade hinter dieser Grenze bildet sich die Leber, und in Verband damit möchte ich daran erinnern, dass bei jungen Pristiurus-embryonen die Leberanlange sich im ersten Rumpfsegmente vorfindet, (van Wyhe 39 *b*), dass auch beim Amphioxus die Leber sich bei ihrem ersten Auftreten gerade hinter der Kopfregion zeigt, und dass nach van Wijhe der ganze

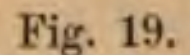
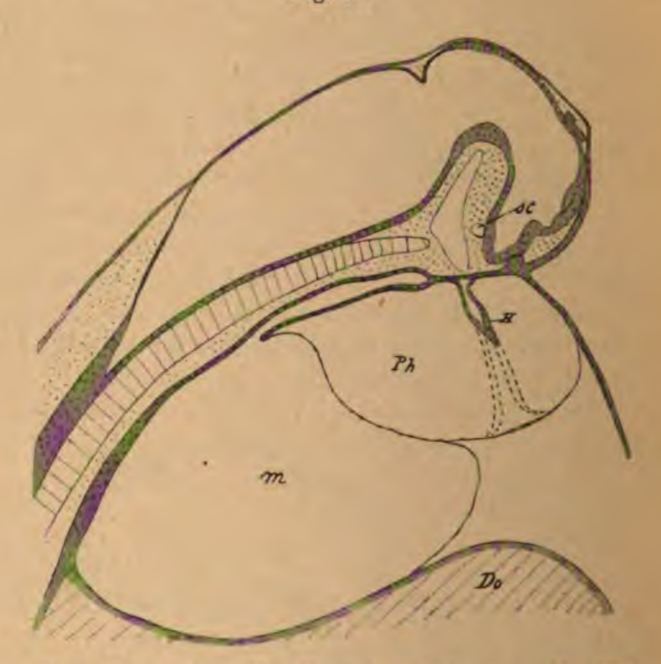


Fig. 19.

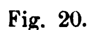


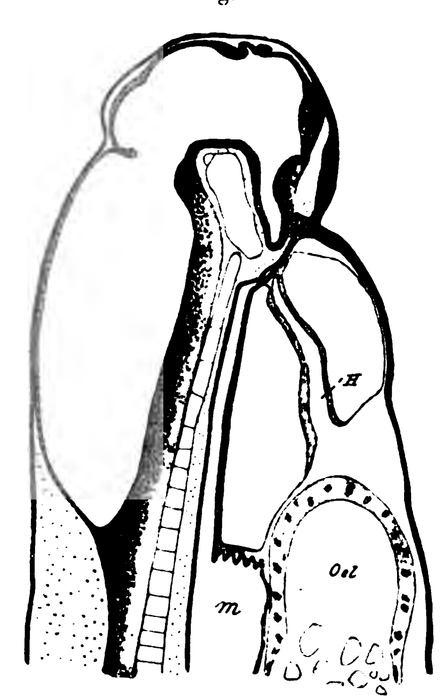
Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur N°. 2 einige Zeit vor dem Ausschlüpfen. *H* = Herz, *Ph* = Pericardialhöhle. *m* = Magenerweiterung, *sc* = Sclerotomcommissur.

Vorderdarm bis zur Ausmündungsstelle des Gallenganges genetisch zum Kopfe gehört.

Aus allen diesen Gründen meine ich mit gutem Rechte behaupten zu können, hier sei die ursprüngliche hintere Grenze des Kopfes. Allerdings erfährt die hintere Grenze der Magenerweiterung, wie es sich ohne weiteres aus den Medianschnitten Fig. 18, 19 und 20 auf Seite 465—67 ergiebt, in späteren Stadien eine nicht unerhebliche Verschiebung, weil sie weit in den Rumpf hineinrückt und sammt einem Theil des Oesophagus gänzlich ausserhalb des Kopf-

bezirkes zu liegen kommt, eine Verschiebung welche noch dadurch um so grösser erscheint, dass der hintere Gehirnteil, speciell das Nachhirn, sich, wie aus den Medianschnitten Fig. 20 und 21 auf Seite 467 und 68 hervorgeht, in späteren Stadien stark verkürzt, aber diese Verschiebungsprozesse finden erst in den späteren Stadien der Entwicklung statt. In so jungen Stadien, wenn der Schwanz noch nicht entwickelt ist, der Embryo nur 180° des Eies umspannt, das Entoderm noch eine flache Zellschicht bildet, ist von einer solchen Verschiebung noch nicht die Rede.


Fig. 20.



Medianschnitt durch den Kopf eines eben ausgeschlüpften Larven von Mur. N°. 1.

Nimmt man also diesen Punkt als die hintere Grenze des Kopfes an, so ergiebt sich für die Zahl der postotischen Myomeren 5. Das sechste liegt gerade unter dem Gehörfelde. Die Ohranlage ist jetzt nur als eine Verdickung des Ectoderms vorhanden, ihre Lage kann man jedoch ohne Schwierigkeiten bestimmen. Diese Zahl stimmt, wie man sieht, durchaus überein mit der von van Wijhe für die Selachier festgestellten Zahl der postotischen Somiten.

Die dicht hinter und unter dem Ohrbläschen liegenden Somiten werden bald kleiner und unregelmässiger, und verlieren ihre definitiven Grenzen. Die Resten treten in Beziehungen zu dem Kiemendarm und den sich bildenden Kiefern. Diese spätere Umwandlung der postotischen Myomeren und Seitenplatten, die Bildung der Kiefermusculatur, das Zugrundegehen einzelner Myomeren liegt jedoch ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Hier kam es nur auf die frühe Entwicklungsgeschichte des Kopfmesoderms an.

Wie ich es in meiner früheren Arbeit für die frühen Entwicklungsstadien und für das Mesoderm des Rumpfes darzutun versucht habe, so habe ich in diesem Abschnitt für den Kopf den Beweis zu bringen versucht, dass auch hier das Mesoderm scharf

von der Entodermanlage zu trennen ist; dass die beiden dorsalen Kopfmesodermstreifen, hinten durch die Chorda getrennt, mehr nach vorn durch die Sclerotomcommissur verbunden, sowohl hinter als auch vor dem Ohrbläschen in Segmente zerfallen, welche als den Rumpfmyomeren gleichwerthige Bildungen aufgefasst werden dürfen. Es liess sich zeigen, dass in diesen Segmenten des dorsalen Kopfmesoderms Hohlräumen auftreten, welche sich vergrössern und die Kopfhöhlen aus sich hervorgehen lassen. Bei dieser

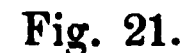
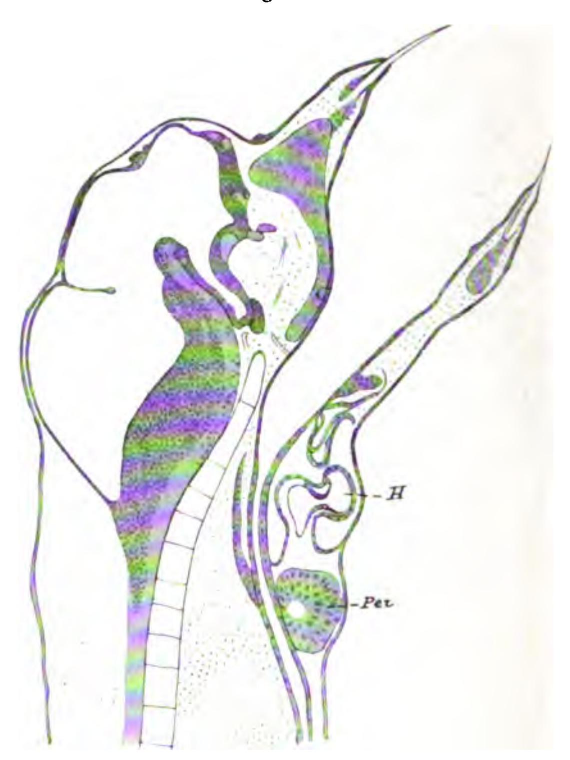


Fig. 21.



Medianschnitt durch den Kopf einer Larve von Muraena N°. 1 mit fast ganz resorbierten Dottersack. H. Herz. Per. Periblast.

Segmentierung des dorsalen Kopfmesoderms und der Ausbildung der Kopfhöhlen sind unverkennbare Spuren von Verschmelznng einzelner Somiten vorhanden. Die Zahl der prootischen Kopfsomiten und der in der Bildung der Kopfhöhlen eingegangenen Somiten ist daher nicht mit Sicherheit festzustellen. Die Zahl der postotischen Kopfsomiten beträgt 5. Das sechste liegt unter der Ohrblase.

Aus der Wand der Kopfhöhlen und dem nicht in die Bildung

der Kopfhöhlen eingehenden vorderen Somitenpaar gehen die Augenmuskeln hervor.

Ob sich bei den Muraenoiden ein Homologon der Platt'schen Kopfhöhle, der „anterior head cavity", findet, bleibt fraglich. Die vordersten Somiten gehen bald zu Grunde und sind nicht alle in allen ihren Umwandlungen zu verfolgen. Auch hier scheinen Spuren von Verschmelzung vorhanden zu sein. Ist die Platt'sche Kopfhöhle hier vorhanden? Diese Frage lässt sich aus meinem Material nicht beantworten.

II. *Die Entwicklung des Herzens und die erste Entwicklung des Blutkreislaufs.*

Ueber die Entwicklung des Herzens, des Blutgefässsystems werde ich mich kurz fassen können; nur einige Pünkte möchte ich etwas eingehender behandeln.

Wie schwierig es ist, die Herkunft der Herzzellen bei den Knochenfischen definitiv fest zu stellen, geht aus den abweichenden Angaben der Autoren hervor; denn noch bis in die letzte Zeit gehen die Ansichten weit aus einander.

Während Sobotta und Swaen und Brachet mit Oellacher und Henneguy die Zellen der Herzanlage (des Pericards und des Endocards) vom Mesoderm ableiten, Hoffmann sie auf der anderen Seite von dem Entoderm und zwar von dem Darmentoderm herleitet, und Noeldeke die Herzanlage sich aus Mesoderm- und schon differenzierten Entodermzellen bilden lässt, tritt Gregory für eine Entstehung der Herzzellen aus der indifferenten Masse des lateralen Mesentoderms ein.

Nach der Anschauung dieses Autors gehen, wie schon oben erwähnt wurde, in jungen Stadien bei den Knochenfischen Entoderm und Mesoderm lateral in eine undifferenzierte Zellmasse über, das (laterale) Mesentoderm. Aus diesem entwickelt sich (und zwar aus einem Teile desselben) das Endocard, indem durch die auswachsenden Kiementaschen und das sich vergrössernde Pericard die Verbindung mit dem Kopfmesoderm einerseits gelöst wird; andererseits kommt es durch den ventralen Darmschluss zu einer Trennung vom Entoderm, sodass schliesslich in dem Bereiche der drei vorderen Kiementaschen ein paariger Zellkörper isolirt gelegen ist, aus dem das Herz sich entwickelt. Es ist also eine indifferente Zellmasse, weder Entoderm noch Mesoderm noch auch eine Mischung von entodermalen und mesodermalen Zellen, welche dem Endocard seinen Ursprung geben. (l. c. S. 209). Eine „portion moyenne" des Mesoderms konnte Gregory

weder bei der Forelle, noch bei Salmo salar, S. alsaticus, Karpfen, Hechte auffinden.

Sowohl von Swaen und Brachet als von Sobotta wird nachdrücklich davor gewarnt, einen Teil der Herzzellen aus dem Entoderm herleiten zu wollen. Nach diesen Autoren entsteht sowohl das Pericard als das Endocard aus dem Mesoderm. Zwar sind nach den beiden Belgischen Autoren die Zellen der „masses cardiaques" kaum von denen des Hypoblastes zu unterscheiden, in dem Maasse dass sie im Anfang ihrer Studien die Anlage des Endocards auf das Entoderm zurückführen zu müssen glaubten, aber „par l'étude que nous venons de faire de leur évolution, nous sommes amenés à conclure que les masses cardiaques ont pour origine les éléments de la *portion moyenne du mésoblaste*, mais que, sous cette dénomination, il faut ranger aussi les cellules profondes de l'épithélium stratifié qui constitue, pendant un certain temps, l'extrémité interne du feuillet splanchnique de la lame latérale non encore complètement différenciée." (l. c. S. 267, 268).

Nach Sobotta (32) sind die dem Dottersyncytium dicht aufliegenden Herzendothelien häufig sehr platt und liegen häufig dem Syncytium in ganz ähnlicher Weise auf wie das rudimentäre Dottersackentoderm. Ich möchte aber, fährt Sobotta fort, besonders davor warnen, diese Zellen mit einander zu verwechseln oder gar anzunehmen, dass das Herzendothel in Bezug auf seine Abstammung mit diesen Entodermzellen identisch sei. Letztere kommen im Bereiche der Herzanlage gar nicht vor (S. 621). Endocard wie Pericard entstehen bei den Salmoniden aus dem Mesoderm, „während aber das letztere einen directen Abschnitt der Seitenplatten darstellt, entsteht ersteres aus Zellen des Kopfmesoderms, also aus demjenigen Teil des Embryo, der die Fortsetzung der Urwirbel darstellt, also aus derselben Quelle, aus der das Endothel der grossen Gefässe seinen Ursprung nimmt" (S. 617).

Diese Angaben liessen sich an meinem Material durchaus bestätigen. *Die Anlage des Herzens, des Endocards und des Pericards, ist auf das Mesoderm zurückzuführen*, des Pericards auf den medialen Abschnitt der Seitenplatte, des Endocards auf die zwischen der Seitenplattenanlage und dem Myotom in engerem Sinne gelegenen Zellen, welche von Swaen und Brachet als „portion moyenne" des Mesoblastes unterschieden werden.

Auch im Rumpfe konnte ich die Entstehung der Blutgefässwänden aus den zwischen den Myotomen und den Seitenplatten eingeschobenen Zellgruppen der „portion moyenne" von Swaen und Brachet deutlich nachweisen. Die Fig. 33 und 31 Taf. 10 geben ein Bild dieser Verhältnisse im Rumpfe. Die Genese des Herzens

wird durch die Bilder der Taf. 9 illustriert. Ich werde jedoch nicht näher hierauf eingehen.

Nur Eins möchte ich noch hervorheben.

Zur Zeit der Bildung des Kopfdarmrohres aus dem einfachen Entodermblatte schlägt sich das Entodermblatt an den beiden Seiten nach unten zu um, (Fig. 27 und 28 auf Tafel 9) und die zwei Zipfel wachsen medianwärts einander entgegen, verschmelzen in der Medianebene und bilden auf diese Weise das Kopfdarmrohr. Sobald diese Einrollung eine Strecke weit vorgeschritten ist, und das Entodermblatt also an den beiden Rändern aus zwei Schichten besteht, fangen die lateralen Zellen des peripheren Mesoderms [1]) ebenfalls an nach innen zu wandern (Fig. 28). Sie folgen dem Entodermblatt, bleiben jedoch immer etwas hinter dem Entoderm zurück. Von dem durch eine scharfe Linie begrenzten epithelialen Darmentodermblatt sind die Zellen des Mesoderms von jetzt an immer scharf durch ihre etwas mehr unregelmässige Gestalt und Lagerung und ihre etwas andere Färbung zu unterscheiden; von diesen Mesodermzellen geht keine in die Bildung des Darmrohres ein. Da wo das Darmentodermblatt sich nach innen umschlägt, sah ich dagegen in der Umschlagsfalte in einigen Praeparaten bisweilen vereinzelte Zellen, welche sich aus dem Verbande des Darmblattes zu lösen schienen. Solche Zellen waren nur in ganz jungen Stadien an der Stelle der Umschlagsfalte sichtbar und ragten mit ihrem breiteren Ende über das Entodermniveau hinaus, während sie mit ihrem grösseren spitzen Ende zwischen den übrigen Entodermzellen eingeklemmt waren. Eine richtige Trennung solcher Zellen von dem Darmblatt sah ich nie, und wahrscheinlich waren es nur Entodermzellen, welche während des Prozesses der Einrollung von den Nachbarzellen etwas eingeklemmt waren und deshalb über das Niveau hinausragten, aber immerhin machten diese Zellen, welche jedenfalls nur ganz vereinzelt sich in den Praeparaten zeigten, den Eindruck alsob hier eine Abgabe von Zellen aus dem Entoderm stattfinde, und ich hebe es hier hervor um dem Vorwurf des Schematisierens zu entgehen. Dass diese Tatsache, auch falls hier wirklich eine Abgabe von Zellen von Seiten des Darmentoderms an das Mesoderm vorliege, nicht mit der Annahme einer scharfen Trennung zwischen Entoderm und Mesoderm in Widerspruch steht, wird Jedermann einleuchten. Denn dass während eines solchen Umfaltungsprozesses eine Zelle aus dem Verbande des Blattes gelöst (gewissermaassen ausgepresst) wird, und einmal aus dem festen Verbande gelöst, sich den ziemlich indifferenten Zellen der Umge-

[1]) Man vergleiche das auf Seite 449 über das periphere Mesoderm gesagte.

bung anschliesst und schliesslich eine andere Differenzierung erlangt, als wenn sie in dem Verbande des epithelialen Blattes geblieben wäre, ist an und für sich in so jungen Stadien der Entwicklung nicht befremdend, zwingt uns aber nicht dazu, eine ausgedehnte Beteiligung des Entoderms an die Bildung des Herzens *im Sinne der Autoren* (wie es z. B. von Noeldeke (24) geschieht) anzunehmen oder sogar eine völlige Vermischung von Ento- und Mesoderm in den lateralen Partien oder eine noch undifferenzierte Zellmasse (Mesentoderm Gregory's) aus welcher dann später Entoderm und Mesoderm *neu* gebildet werden, anzunehmen. Und — ich wiederhole es — wirklich beweisende Bilder für eine solche Trennung erhielt ich nicht, und nur vereinzelt zeigten sich solche Zellen in den Praeparaten.

Bei den Muraenoiden leite ich also in Uebereinstimmung mit den obengenannten Autoren die Zellen der Herzanlage, des Pericards wie des Endocards von dem Mesoderm des Kopfes ab. Vielleicht gehen auch noch einige Entodermzellen in die Bildung ein.

Es kommt aber noch eine andere Bildungsquelle hinzu. Die unterhalb der Herzanlage sichtbaren, dem Periblaste aufliegenden Zellen, welche von mehreren Autoren beschrieben und als Abkömmlinge des Mesoderms gedeutet worden sind, und welche in die Bildung des Herzendothels eingehen, sind hier bei den Muraenoiden in exquisiter Weise zu sehen. Sie bilden keine compacte Masse, sondern liegen vereinzelt als lose Zellen dem Periblast auf. Sobald die beiderseitigen Mesodermpartien das Herzrohr zu bilden angefangen haben und die Zellen der Portion moyenne sich zwischen Entoderm und Pericardialanlage drängen um die Endothelbekleidung des Herzrohres zu bilden, legen diese Zellen sich am venösen Ostium des Herzens eng an die Pericardialzellen an, flächen sich ab, verbinden sich unter einander und mit den von der Portion moyenne des Kopfmesoderms gelieferten Herzendothelzellen und liefern so die Endothelbekleidung des venösen Theils des Herzens (Fig. 30 und 31 Taf. 9).

Weil die Herzanlage infolge der Aufblähung des sich dicht hinter der Herzanlage findenden erweiterten Abschnittes des Darmkanales vom Periblast fortgedrängt ist, sind diese Zellen und die Weise auf welche sie das Endocard aufbauen helfen, hier sowohl an den Schnittpraeparaten als — der volkommenen Durchsichtigkeit des Eies wegen — auch am *lebenden* Object in ihrer Entwicklung zu verfolgen. Es stellt sich dann heraus, dass diese Zellen zwar zum Teil ebenfalls aus dem Kopfmesoderm stammen, *dass jedoch ein Teil derselben über die Oberfläche des Dotters von der Umgebung des Blastoporus her kommt*, dass sie als wahre Wan-

derzellen über die Oberfläche der Dottersphäre kriechen, sich unter der Herzanlage lagern und in die Bildung des Herzendothels, des venösen Teils desselben eingehen. An dem lebenden Object kann man diese Wanderung der Zellen direct verfolgen; in den Schnitten durch den *intacten* Embryo, sammt Dotter und Dotterhaut geschnitten, sieht man wie die Zellen des invaginierten Teiles der hinteren Blastoporuslippe sich rege vermehren, einige Zellen sich aus dem Verbande der übrigen Zellen lösen und andere schon verschieden weit auf die Dottersphäre weitergerückt sind. In Querschnittserien sieht man dasselbe an den beiden Seiten des Blastoporus, und so wird die Beobachtung am lebenden Object, dass von dem ganzen Rande des (jetzt sehr engen) Blastoporus, ausgenommen selbstverständlich an der Seite des Embryos, einzelne Zellen sich aus dem Verbande des Mesoderms loslösen und über die Dottersphäre hinweg zur Herzanlage kriechen, durch die Untersuchung der Schnitte vollauf bestätigt. Wie gesagt, findet man diese Zellen nur in den ersten Stadien der Bildung des Herzrohres; sie legen sich nur an dem venösen Ostium des Herzens an das Herzendothel an, weil nun aber die Herzanlage sich in der Weise zum Herzrohr schliesst, dass aus der nach unten, nach dem venösen Ostium hin sich stark verbreiternden *kegelförmigen ganz kurzen* ersten Anlage sich allmählig ein *langes cylindrisches* Herzrohr bildet, wobei die Zellen, welche erst am venösen Ostium ausserhalb des eigentlichen Herzlumens lagen, allmählig in das Herzlumen aufgenommen werden, gehen doch schliesslich die meisten dieser Zellen in die Endothelbekleidung des definitiven Herzrohres über, und nur ein Teil bleibt ausserhalb des Herzrohres, da wo das Herzlumen in den geräumigen die ganze Dottersphäre umgebenden Raum übergeht, liegen. Sie bilden hier jedoch nicht, in der Weise wie es von Wenckebach (34) für Belone acus geschildert wurde, durch actives Wandern und sich Zusammenfügen die Endothelbekleidung der Dottersackgefässe, denn, wie es schon von Williamson (37) angegeben wurde, es bilden sich hier, wie bei manchen pelagischen Eiern, keine Dottersackgefässe, sondern der ganze vitelline die Dottersphäre umgebende Raum verhält sich wie eine einzige grosse Vene. Williamson sah in diesem vitellinen Raum [1]) kleine Körperchen, welche er für Dotterpartikelchen (wohl Partikelchen des Periblastes) hält. „They are clear, transparent bodies of varying size and shape .... Before the heart is formed these corpuscles are

[1]) Weil dieser Raum ausserhalb des Periblastes liegt, sollte er richtiger perivitelliner Raum genannt werden. Weil nun aber mit der Bezeichnung „perivitelliner Raum" nur der Raum zwischen Dottersphäre resp. Embryo und Eikapsel gemeint wird, ist der Namen „vitelliner Raum" vorzuziehen,



to be seen scattered over the periblast. When the heart begins, at first slowly and feebly, to pulsate, the corpuscles begin to move over the periblast towards it. Once free from the periblast they enter the heart, and from it are pumped through the already formed vessels" (l. c. S. 211).

Mir scheint, dass Williamson hier die oben genannten Wanderzellen für Dotterkörperchen angesehen hat (er untersuchte nur lebende Eier), übrigens sind auch Dotterpartikelchen sicher vorhanden, besonders aber in den späteren Stadien und ich kann seine diesbezüglichen Angaben bestätigen. Die Mehrzahl dieser über die Dottersphäre wandernden Körperchen sind jedoch Zellen, echte Embryonalzellen; nur diese gehen in die Bildung des Herzendothels ein, und mit dem Periblast haben diese Zellen nichts zu tun.

Die Ausbildung des Gefässsystems fällt mit der Ausbildung des Herzens zusammen. Sobald die ersten schwachen Pulsationen des Herzens sichtbar werden, wird auch schon eine Flüssigkeitsströmung hervorgerufen, welche die den Dottersackraum ausfüllende, den Periblast umspülende Flüssigkeit durch die Körpergefässe treibt. Der Dottersackraum ist dabei als ein allseitig geschlossener, nur mit dem Herzrohr und den Gefässen in offener Verbindung stehender Blutsinus zu betrachten [1]).

Schon im vorigen Abschnitt wurde erwähnt, dass die Seitenplatten an ihrem lateralen Ende nur aus *einer* Zellenschicht bestehen; die Seitenplatte wird da zu einem äusserst dünnen Häutchen ausgezogen, welches sich an dem Ectoderm anschmiegt. Im Laufe der Entwicklung wächst die Seitenplatte weiter lateralwärts aus; *sie bleibt dabei mit ihrem äusseren sich stets weiter von der Medianlinie entfernenden Ende immer mit dem Ectoderm verbunden* (Fig 33 Taf. 10). Auch da wo im Praeparat diese Verbindung durchgerissen ist, ist das abgerissene noch mit dem Ectoderm verbundene Ende immer nachzuweisen [2]), und im lebenden Eie ist sie ebenso

---

[1]) Beim Studium der Querschnitte sieht man, dass diese starke Verdünnung der Seitenplatte an der lateralen Seite nicht allmählig geschieht, sondern dass auf einmal die Seitenplatte sich zu dem ganz dünnen Häutchen verdünnt (man vergl. die Tekstfiguren auf 3. Fertigt man von einer solchen Querschnittserie eine Wachsreconstruction an, so stellt es sich heraus, dass diese Stelle, die Grenze zwischen dem dickeren und dem stark verdünnten Teil der Seitenplatte eine in der Längsrichtung des Embryo verlaufende *wellenförmige* Linie bildet. Jede Ausbuchtung stimmt genau mit einem Ursegment überein.

[2]) Es ist klar, dass diese sehr dünne, weit von der Medianlinie entfernte Verbindung sofort durchgerissen wird und aus dem Bilde verschwindet, sobald der Embryo vom Dotter befreit wird, wie es bei den Salmoniden und den anderen Teleostiern behufs der Fixierung nothwendig ist. Bei den Salmoniden sind infolge der Ausbildung der Dottersackgefässe andere Verhältnisse vorhanden, bei den pelagischen Eiern, bei welchen sich keine *Gefässe* auf dem Dottersack bilden,



in der ganzen Ausdehnung der Seitenplatte bis vorn im Kopfe sichtbar. So wird ein gänzlich abgeschlossener Raum gebildet, der nur da wo Gefässe darin ausmünden und am venösen Ostium des Herzens mit dem übrigen Blutgefässystem des embryonalen Körpers in Communication steht. Es ist also richtig diesen Raum als ein grosser, im Blutgefässsystem eingeschalteter Blutsinus aufzufassen (c. f. Williamson).

Die spätere Einengung dieses Raumes, die Bekleidung mit Endothel, die Ausbildung des übrigen Blutgefässsystems, die (hier erst spät erfolgende) Bildung der Blutkörperchen zu beschreiben, würde ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen. Es kam hier nur darauf an, die Beziehungen der Herzanlage zu dem übrigen Kopfmesoderm näher zu beleuchten.

Die Ausbildung des musculösen Teils der Herzwand, die Differenzierung der Muskelfibrillen im Myocard, das Verschwinden der Zellgrenze und die Ausbildung eines Syncytium habe ich schon an anderer Stelle beschrieben (Proc. Roy. Acad. of Amsterdam Meeting Sept. 26, 1903). Ich werde hier also darauf nicht zurückkommen.

III. *Die Chorda und das Mittelstück der Kopfhöhlen.*

Aus dem mittleren Teil der anfangs unpaaren dorsalen Platte geht die Chorda hervor. Die Chorda-anlage ist vom Darmentoderm unabhängig, die Chorda und das anliegende Mesoderm entstehen aus dem umgeschlagenen Teil des Blastoderms, das Darmentoderm entsteht aus den Zellen der Prostomalverdickung.

Es erhebt sich nun sofort die Frage, wie weit reicht die dorsale Platte, aus welcher die Chorda und das anliegende Mesoderm hervorgehen, nach vorn. Hört sie da auf, wo in späteren Stadien die Chorda frei endet?

Für die cranioten Wirbelthiere wird meistens angegeben, die Chorda läuft da, wo sie in späteren Stadien frei endet, in früheren Perioden frei in das Entoderm aus. Wie ihr Vorderende sich zur Hypophyse und zum Mittelstück der Kopfhöhlen verhält, ist nichts weniger als aufgeklärt.

Nach von Kupffer (20*b*) besitzt die Chorda bei 5 Tage alten Embryonen von Petromyzon Planeri kein freies Vorderende, sondern läuft in die dorsale Darmwand aus. Das Mittelstück der praeoralen Kopfhöhlen, welches in späteren Stadien, als die Chorda

wird man bei richtiger Behandlung der Eier ähnliche Verhältnisse wie bei den Muraenoiden auffinden müssen.

schon frei endet, sich vor dem Vorderende der Chorda befindet, hat mit der Chorda nichts zu schaffen; es ist eine ventrale Bildung, und bildet sich aus der Wand des praeoralen Darmes[1]).

Die gleichen Verhältnisse fanden sich bei Bdellostoma (20*d* S. 9).

Von Koltzoff ist aber in der neuesten Zeit das Unhaltbare dieser Vorstellung nachgewiesen worden, indem er zeigte, dass beim Bachneunauge die Kopfhöhlen mesodermale, den Rumpfsomiten homologe Bildungen sind, und das Mittelstück dieser Kopfhöhlen ebenfalls eine dorsale, mesodermale Bildung ist, das in frühen Stadien direct in das Vorderende der Chorda übergeht. Es gehen jedoch nach Koltzoff auch entodermale Elemente in die Bildung der Sclerotomcommissur ein. Aus den als Belege für diese Behauptung angeführten Abbildungen scheint mir aber eher ein secundäres Wachsen der Chordaspitze nach oben und nach vorn, und ein Unterwachsen derselben durch die (rein mesodermalen) Zellen der Quercommissur, als eine Beteiligung wirklicher entodermaler Zellen am Aufbau dieser Quercommissur hervorzugehen.

Rex und von Davidoff haben beide, der eine für die Ente und Larus rudibundus, der andere für Gecko, die Bildung des Mittelstückes der Kopfhöhlen aus dem praeoralen Darm, als eine ventrale Bildung nachzuweisen versucht. Was sie aber über die Beziehungen des Chorda-vorderendes zu diesem praeoralen Darme mittheilen — nach Rex geht bei der Ente das Vorderende der Chorda unmittelbar in die „interepitheliale Zellmasse", den praeoralen Darm, über, und erst in späten Stadien löst sie sich davon ab, und beim Gecko wandelt sich nach von Davidoff sogar das ganze mediale Divertikel (der praeorale Darm) in der Mittellinie völlig in Chorda um, so dass sich die Chorda zwischen den praemandibularen Höhlen befindet — scheint mir durchaus nicht geeignet, ihre Deutung zu bestätigen. Übrigens sind auch die Beziehungen der Kopfhöhlen selbst zum Mesoderm des Kopfes bei den von Davidoff und Rex untersuchten Formen nach ihren eigenen Angaben solche, dass man viel eher dazu gebracht wird, sie wie mesodermale, als wie entodermale Bildungen aufzufassen. Schon von Koltzoff wurde darauf hingewiesen. In seiner letzten Arbeit spricht sich dann auch Rex für die mesodermale Herkunft der Kopfhöhlen aus.

Nach van Wijhe (39*a*. 3. 5) hängt bei Pristiurus im Stadium I das erste Somit median ununterbrochen mit einer Zellmasse zusammen, in welche auch das Vorderende des Darmes sowie die Chorda

[1]) Es wird hier nach Kupffer gar keine Chorda gebildet. Wäre dies der Fall, so käme auch der Mittelstrang ventral davon zu liegen. Die dorsale Wand des Mittelstranges enthält also die ideelle Fortsetzung der Chordafalte (1894. S. 36).

übergeht. „Die Verschmelzung dieser Zellmasse mit der Chorda in dem Anfang und der Mitte des Stadium I ist die letzte Andeutung des von Hoffmann entdeckten Wachsthums des Vorderendes der Chorda, welche in der Richtung von hinten nach vorn stattfindet."

In seiner letzten grossen Arbeit über Amphioxus (39*c*.) sagt van Wijhe von der Sclerotomcommissur: „das Homologon der dorsalen Schnauzenhöhle (von Amphioxus) findet man bei Cranioten-, speciell Selachierembryonen, vielleicht in der Höhle, die median in dem queren Strange, welcher anfangs das erste Somit der einen Körperseite mit demjenigen der anderen Seite verbindet, auftritt. Dass dieser Strang dorsal der Chordaspitze aufliegt, sieht man nach Hoffmann (1896 Fig. 33) recht deutlich bei Acanthias." Die Entwickelung dieser dorsalen Schnauzenhöhle ist unbekannt. Lankester und Willey bilden dieselbe schon bei einer Larve mit drei Kiemenspalten ab. Nach Hoffmann selber (13. 1896) ist jedoch diese Lage der Sclerotomcommissur dorsal von der Chordaspitze nur eine secundäre, in späteren Stadien durch das Wachsthum des Chorda-vorderendes und das dorsalwärts gerichtete Wachsthum des Querkanals bedingte Erscheinung. In jüngeren Stadien (Acanthias-Embryonen mit 21—22 Somiten) besteht die Anlage des Querkanals „einfach aus einer gänzlich indifferenten Zellmasse, welche noch kontinuirlich mit dem embryonalen Urdarm zusammenhängt, dorsal- resp. caudalwärts sich ununterbrochen in die Chorda fortsetzt und ventralwärts so innig mit der Epidermis zusammenhängt, dass hier die Grenze auch bei Anwendung starker Vergrösserungen nicht nachweisbar ist" (l. c. S. 259). Auch bei Embryonen mit 33—34 Somiten, bei welchen nur der mittlere Teil des Querkanals noch mit dem Urdarm verbunden ist, setzt er sich dorsalwärts ununterbrochen in die Chordaspitze fort.

In einer anderen Publication (13 *c*) fasst Hoffmann seine Anschauung in folgenden Sätzen zusammen: „bei den Schlangen kehrt also auch dieselbe Erscheinung wieder, welche ich bei allen Wirbelthieren gefunden habe, dass nämlich am vorderen Ende des Embryo Mesoblast und Hypoblast continuirlich zusammenhängen... „Am vorderen Körperende hangen Mesoblast, Chorda und die vordere Wand des noch blind geschlossenen Kopfdarmes kontinuirlich zusammen."

Bei Serranus atrarius wird nach Wilson (38) bei jungen Embryonen die Chorda, wenn sie im Rumpfe schon vollkommen gesondert ist, nach vorne zu dünner und läuft schliesslich im Entoderm aus: „on passing gradually into the anterior trunk region the notochord will be found to grow appreciably thinner, likewise the

mesoblast plates. Going still forward into what may be called the neck region, *the notochord and entoderm fuse* [1]) and the mesoblast plates thin away into scattered cells. In the head region in connection with the vertical development of the brain, the *primitive hypoblast has thinned away into a unicellular layer which in later stages is in part transformed into scattered mesoblast elements, and in part persists as the extreme anterior portion of the entoderm lamellae* [1]). Eines die Medianebene durchquerenden Mesodermstrangs erwähnt Wilson nicht.

Nach Oppel ist das Verhältniss zwischen Chorda und Mesoderm bei Anguis fragilis das Folgende (25 S. 610): bei Embryonen von 3—4 m.M. Länge und mit 11 Somiten findet man einen Punkt, an welchem der vorderste Teil des Kopfdarmes zusammenstösst mit der Basis des Gehirns. Zugleich findet hier eine Verbindung des Mesoderms in der Medianebene statt. Die Chorda reicht mit ihrer vordersten Spitze bis an diese Stelle heran. An diesem Punkt sind Chorda, Mesoderm und Darm in diesem Stadium in innigem Zusammenhang — „Vor der genannten Stelle erstreckt sich das Mesoderm nach beiden Seiten in den Kopf. Ein Teil des Mesoderms.... hat die Gestalt zweier an einem Punkt befestigter Flügel. Die Verbindungsbrücke beider Flügel welche eben jenen Punkt bildet, in dem Chorda und Darm zusammenstossen, hat nach hinten eine convex vorspringende Verdickung, in welche die Chorda mit ihrem vorn verbreiterten Ende allmählig übergeht." Dieses Gewebe nennt Oppel „Praechordalplatte". Sie bildet noch später die Verbindung zwischen Darm und Chorda, bis die letzte sich von ihrem Haftpunkt an der Praechordalplatte ablöst.

Dieselbe, nicht näher analysirbare Verbindung zwischen Chorda und Mittelstück der Kopfhöhlen wie van Wijhe findet Julia B. Platt (26*a*) bei Acanthias: bei Embryonen mit noch unsegmentiertem vorderem Mesoderm „in the region of the posterior somites the notochord has been extruded from the entoderm, but as it passes forwards, it gradually sinks into the dorsal wall of the alimentary canal, and ends anteriorly in the thickened mass of tissue which here forms the median connection between the walls of the mandibular cavities. Beyond the anterior limit of the mesoderm, the alimentary canal originally extends forward as a simple tube showing no further differentiation *than a slight thickening in its dorsal wall continuous with that in which the chorda ends*" [1]). Und weiter: „the first stage in the differentiation of the chorda, namely, the deepening of the cells in the dorsal wall of the alimen-

[1]) Im Original nicht cursiviert.

tary canal, and the appearance there of a longitudinal groove, *extends in Acanthias to the anterior extremity of the primitive canal.* The chorda-anlage, however, undergoes here a retrogressive development corresponding to that which affects the alimentary canal, and the definite chorda does not extend beyond the cells which in the dorsal wall of the alimentary canal unite primitively the walls of the mandibular cavities" (l. c S. 252, 254)

Neal (23) findet in Acanthias einen vollkommenen Uebergang zwischen beiden „In a median sagittal section of an embryo with 14 or 15 somites, the tissue which is later differentiated as the connecting stalk of the first somite appears as *a mass of cells between the base of the brain, in that region which lies just posterior to the pit of the infundibulum, and the dorsal wall of the alimentary canal.* Posteriorly this mass of cells is continued into the chorda and its relations are seen to be such that, if the chorda is dorsal, so must the mass of cells be also"

Was speziell die Teleostier anbetrifft, so findet man, ausser der oben bereits citierten Beschreibung von Wilson die Beobachtung von Jablonowski (14) dass bei Salmonidenembryonen mit einigen Urwirbeln Chorda und Darmblatt im mittleren Teil der Embryonalanlage deutlich gesondert sind, aber mehr nach vorn diese Sonderung „bis etwa zu der Stelle geht, wo die Hirnanlage am meisten nach unten vorspringt. Dann verlieren die Zellen der Chorda, die sich allmählig zugespitzt hat, ihre charakteristische Form und Anordnung und gehen mit denen des Darmblattes schliesslich untrennbar in eine gemeinsame Zellenmasse über" (praeorales Entoderm v. Kupffer's). Seine Beobachtungen führen Jablonowski zu einer ähnlichen Auffassung über die Abstammung der Vertebraten wie Kopsch. Dieser Autor (19) sieht in dem Vorderende der Chorda eine für die Auffassung der Vertebratengastrulation wichtige Stelle, denn während die Chorda sich aus Zellen bildet, welche am Rande des Urmundes gelegen sind und bei der Bildung des Prostomialfeldes in der Mittellinie zur Vereinigung kommen, reicht ihr Vorderende nur bis zum Infundibulum. Dieses Vorderende wird durch die mediane Vereinigung der beiden Hälften der Wachstumszone erst gebildet, wodurch das Prostomialfeld gebildet wird. Vor dem Vorderende liegt der alte Annelidenmund in Gestalt des Infundibulums. Weiter als ihr definitives Vorderende konnte die Chorda also auch in ihrer Anlage niemals gehen.

Zum Schluss seien die Ausführungen Gregory's (10) angeführt. Nach diesem Autor geht die Chorda da, wo sie später endet, in das primäre, ungespaltene Entoderm über. „Die Chordaspitze erreicht die vorderste Grenze des secundären Entoderms nicht. Es kommt

vielmehr im vorderen Gebiet des Kopfdarmes dorsal zur Abgliederung einer Zellplatte, welche.... direkt in die Chorda übergeht, die Praechordalplatte, durch Abspaltung aus dem primären Entoderm hervorgegangen. Obwohl der aus der Praechordalplatte sich entwickelnde Zwischenstrang caudal direkt in die Chorda übergeht, spricht Gregory, wohl unter dem Einfluss der Kupffer'schen Auffassung, sich nicht darüber aus, ob der Zwischenstrang ein dorsales oder ein ventrales Gebilde ist, und sagt nur, sie gehe aus dem primären Entoderm hervor. Die Deutung dieser Verhältnisse ist nach ihm, bei Knochenfischen, ausserordentlich schwer.

Aus all dem Gesagten geht hervor, dass nach manchen Autoren die Chorda mit dem späteren Mittelstück der praemandibularen Kopfhöhlen zusammenhängt, dass aber von einer richtigen *Continuität* auch nach der Trennung der Quercommissur von dem Urdarme meistens keine Rede ist — die Chorda endet da, wo auch später ihr freies Ende ist, eine Strecke hinter dem Infundibulum und läuft im Entoderm aus.

Nur beim Amphioxus wächst die Chorda weiter bis ans rostrale Vorderende des Körpers vor, und endet weit vor dem vorderen Neuroporus, der Riechgrube.

Dieses Verhalten wird immer als eine in der eigentümlichen Lebensweise des Tieres begründete secundäre Erscheinung aufgefasst, welche nur dem Amphioxus zukommt, und kein weiteres vergleichend-anatomisches Interesse hat.

Wie es schon Hatschek (1881, S. 54) gezeigt hat, legt die Chorda bei der Amphioxus-larve sich am frühesten in der Gegend des zweiten Somites an, sondert sich dann weiter nach vorn und hinten, nach hinten continuirlich bis in die hintere Körpergegend, nach vorne zu erst nur in der Region des ersten Somites, und erst später wächst sie weiter nach vorn. Beim Embryo mit acht oder neun Somiten liegt das Vorderende der Chorda *vor* dem ersten Somit, *vor* dem vorderen Neuroporus. Dieses verspätete Vorwachsen der Chorda zwischen den sich zu gleicher Zeit entwickelnden Kopfhöhlen wird nun als eine secundäre coenogenetische Erscheinung aufgefasst (Willey 36), mit welchem Rechte, ist nicht ganz klar. Denn obwohl etwas verspätet, bildet sich doch auch hier die Chorda in der gewöhnlichen Weise durch Abfaltung von der Urdarmwand. Erst da wo sich die Chorda vollkommen von der Urdarmwand getrennt hat und durch active Verlängerung weiter wächst, konnte man, wie es schon von Koltzoff betont wurde, von einem secundären Vorwachsen derselben reden. Nimmt man an, die dorsale Platte, aus welcher sich die Chorda differenziert, sei vom Anfang ab von dem Entoderm im engeren Sinne, dem

Enteroderm, verschieden, so muss man sich diese dorsale Platte als sich bis zum Ende der Chorda-anlage erstreckend denken, auch da wo sich die Chorda verspätet aus der dorsalen Wand des Urdarmes sondert. Und für die Beurteilung der Entwicklung des Cranioten-kopfes muss man damit Rechnung halten, dass die dorsale Platte beim Amphioxus jedenfalls bis vor den vorderen Neuroporus, bis über das erste Myotom hinaus, reicht.

Nimmt man nun mit Kupffer an, die Stelle des vorderen Neuroporus, der späteren Riechgrube, entspricht dem Lobus olfactorius impar, dem vorderen Neuroporus [1]) der cranioten Vertebraten, und das Infundibulum von Amphioxus findet sich weiter nach hinten, so sieht man, dass beim Amphioxus die ursprüngliche dorsale Platte nicht bis ans Hinterende des Infundibulums reiche, sondern viel weiter nach vorne.

Wie ist nun das Verhältniss zwischen Chorda und Mittelstück der Kopfhöhlen bei den Muraenoiden? Ist die Sclerotomcommissur eine Bildung des primären undifferenzierten Entoderms (Gregory) oder eine dorsale Bildung (wie bei Acanthias nach Neal).

In einer früher erschienenen vorl. Mitteilung habe ich die Beziehungen zwischen Chorda nnd Sclerotomcommissur schon besprochen gelegentlich der Beschreibung der Entwicklung des Kopf-mesoderms (2 *a* S 446), und auch durch die im ersten Abschnitt dieser Arbeit mitgeteilten Beobachtungen ist es schon hinreichend klar geworden, dass die Sclerotomcommissur wie eine *dorsale* Bildung aufgefasst werden muss.

An der Hand von Medianschnitten durch den Kopf von jungen Embryonen werde ich das jedoch hier noch stärker betonen und klarlegen können.

Gehen wir (in Anschluss an die in meiner früheren Arbeit behandelten jüngsten Stadien) bis auf ein Stadium zurück, in welchem der Blastoporus noch nicht geschlossen ist. Der Medianschnitt durch den Kopf eines solchen Stadiums ist in Fig. 19 der Tafel 9 genau nach dem Praeparat gezeichnet worden.

Das Gehirn ist noch vollständig solid, die Augenblasen sind noch nicht ausgestülpt, es haben sich nur zwei Paar Urwirbel gebildet.

Im Rumpfe hat sich die Chorda schon von den anliegenden Mesodermstreifen isoliert. Entoderm und Chorda sind völlig getrennt. Die Chorda ist noch nicht in dem Stadium der hinter einander gestellten, die ganze Dicke der Chorda durchsetzenden scheiben-

---

[1]) Man vergleiche das auf S. 489 und 490 Gesagte.

förmigen Zellen. Die Zellen sind noch einfach gegen einander eingefalzt und mehrere Zellen bilden den Querschnitt.

Auch in der Kopfregion (Fig. 19, Taf. 9) bleiben Chorda und Entoderm völlig getrennt. Man sieht wie die Chorda sich ohne Unterbrechung bis in die vordere verdickte vor dem Gehirn liegende Zellmasse verfolgen lässt. Nur wird der Gewebsstreifen da wo das Gehirn sich verdickt, etwas dünner. Die Form bleibt aber dieselbe und vollkommen regelmässig. Untersucht man nun Querschnitte durch ein solches Stadium, so stellt es sich heraus, dass die Chorda zwar im Rumpfe von den beiden Mesodermflügeln getrennt ist, aber dass die Mittelplatte mehr nach vorne zu, im Hinterkopfe, da wo sie sich, auf Medianschnitten untersucht, etwas zu verdünnen anfängt, an beiden Seiten mit dem Mesoderm verbunden ist. Man darf hier also nicht mehr von der Chorda reden, sondern hat schon die im vorigen Abschnitt studierte Commissur des Kopfmesoderms vor sich. Unterhalb der Chorda und der vor der Chorda liegenden und damit verbundenen Mesodermplatte liegt das Entoderm als eine flache breite Zellschicht auf dem Periblast, besonders in der Medianlinie (man vergl. S. 449) scharf vom Mesoderm getrennt. Beide Schichten sind, von einander gesondert, bis in die vorderste Region des Kopfes, da wo das Gehirn schnabelförmig in das Ectoderm ausläuft, zu verfolgen. Erst da gehen beide Schichten in eine verdickte Zellmasse über, die zuerst von Wilson für Serranus atrarius als anterior mesodermmass beschriebene, später besonders von Jablonowski und Gregory studierte und als praeoraler Darm, resp. orales Zellpolster beschriebene Zellgruppe Bis dahin waren Entoderm und mesodermale dorsale Platte scharf getrennt, hier gehen beide in diese verdickte Zellmasse über, und in den meisten Praeparaten ist in diesem Zellpolster keine Trennung möglich. In anderen Praeparaten war jedoch das Entoderm als einschichtiges Zellblatt unterhalb dieses Polsters weiter nach vorne zu verfolgen, und lief vor der verdickten Zellmasse in eine scharfe Zellzunge aus. Ein solches Praeparat ist im Medianschnitt in der Figur 19 abgebildet worden, und ein etwas älteres Stadium (mit 7 Paar Urwirbel) in Fig. 20, wo ebenfalls eine Trennung möglich scheint.

Auf die Entwicklungsvorgänge in dieser Region werde ich aber weiter unten zurückkommen um sie zusammen mit der Entwicklung der Hypophyse und mit der Frage des vorderen Neuroporus eingehender zu behandeln. Hier genügt es, zu constatieren, dass Mesoderm und Entoderm bis vor dem Infundibulum scharf von einander unterschieden werden können. Denn dies war nicht nur auf allen Längsschnitten durch Embryonen in diesem und angrenzenden Stadien der Fall, sondern auch auf den Querschnitten, und diese Tatsache

hat eine grosse Bedeutung. In dem Stadium der Fig. 20 (Embryo mit 7 Paar Urwirbel) hat sich das Gehirn schon beträchtlich verdickt, ist aber noch durchaus solid. Auch hier kann man noch beide Schichten, das mesodermale Mittelblatt und das Entoderm bis vor dem Infundibulum scharf von einander unterscheiden, und ist wenigstens im Medianschnitt noch keine Spur von einer Grenze zwischen Chorda und späterem Mittelstück der Kopfhöhlen sichtbar. Beide gehen durchaus continuirlich in einander über.

Untersuchen wir Querschnittserien von Embryonen dieser Periode, so sehen wir dass im Rumpfe die Chorda schön rund ist und die Myomeren die übliche drei oder viereckige Form annehmen. Mehr nach vorne zu wird der Chordaquerschnitt mehr und mehr abgeplattet, die inneren ventralen Ecken der Myomeren verlängern sich und nähern sich der Chorda, bis endlich der Chordaquerschnitt mit den beiderseitigen Mesodermzellengruppen verschmolzen ist, d. h. die Chorda als selbständiges Gebilde aufgehört hat, und an ihrer Stelle die mediane Verbindungsbrücke der Kopfsomiten aufgetreten ist. Der Uebergang ist ganz allmählig.

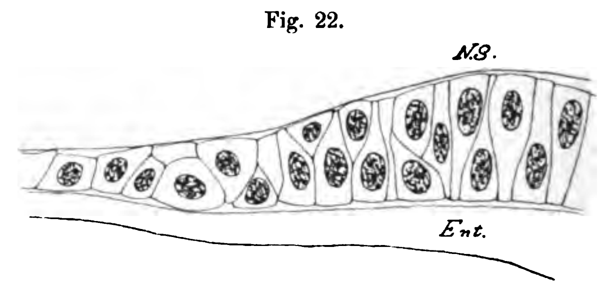
Das Entoderm hat jetzt schon angefangen sich auf die früher beschriebene Weise umzuschlagen zur Bildung des Kopfdarmrohres. Die Augenblasen werden gebildet, das Hirn erhält eine Lichtung, im Anfang nur auf der Höhe der Augenblasenausstülpungen. Das Infundibulum fängt an sich ventralwärts auszubuchten.

Jetzt werden die Medianschnitte durch diese Region des Kopfes weniger klar. Es greifen verschiedene Prozesse in einander, wovon jeder für sich die Trennung der beiden Schichten erschwert. Das Infundibulum wächst ventralwärts in die Tiefe, und drängt die Mesodermzellen aus einander. Das Entoderm schlägt sich um und anstatt einer Zellreihe erscheinen also jetzt zwei im Bilde des Medianschnittes. Dabei wachsen in der früher beschriebenen Weise die Zellen der Seitenplatte mit nach unten um das sich schliessende Darmrohr herum, um sich an der ventralen Seite zu begegnen zur Bildung des Herzens. Dies geschieht alles in dem durch das Herabwachsen des Infundibulartheiles eingeengten Raum, so dass besonders auf den medianen Längsschnitten eine Unterscheidung der verschiedenen Zellarten nicht immer möglich ist. Das Studium der Querschnitte giebt jedoch immer die gehörige Controle.

Einen Medianschnitt durch den Kopf eines um einige Stunden älteren Stadiums habe ich in der Fig. 21 abgebildet. Das Entoderm hat sich zu dem Kopfdarmrohr geschlossen, und besteht auf dem Medianschnitt also aus zwei Zellenreihen. Die vordere Mesodermmasse ist mit dem Ectoderm verschmolzen, die Lichtung der Augenblasenstiele (man vergleiche den Querschnitt Tekstfig 14 auf Seite 461)

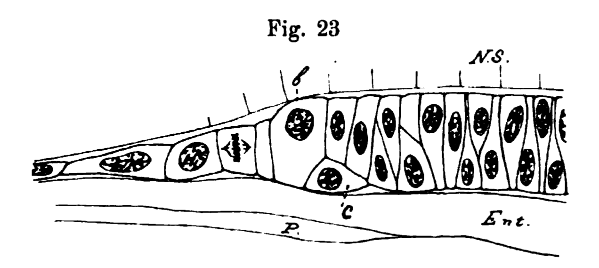
ist im Gehirn sichtbar. Das Infundibulum hat das Mesoderm ganz von der Medianlinie fortgedrängt. Das Mesoderm reicht jetzt bis

Fig. 22.



an die hintere Grenze des Infundibulartheils. Im Hinterkopf sieht man in Fig. 21 schon die characteristische Structur der Chorda, die scheibenförmig hinter einander gestellten Zellen. Mehr nach vorn

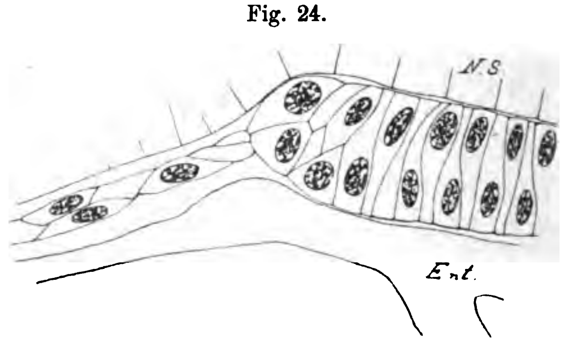
Fig. 23



verliert sich diese Structur allmählig und das Mesoderm läuft verdünnt in eine scharfe Spitze hinter dem Infundibulum aus. Von einer Trennung zwischen Chorda und Mittelstück (Sclerotomcommissur) ist auch jetzt noch nichts zu sehen.

Diese Trennung erfolgt aber bald, und der Trennungsprozess

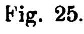
Fig. 24.



scheint immer in einer ganz characteristischen Weise vor sich zu gehen, welche durch die Tekstfiguren 22—25 verdeutlicht wird.

Wie gesagt, ist die typische centrirte Structur der noch nicht

vacuolisierten Chorda an der Scheibenform der Zellen mit einem vollkommen runden Querschnitt gebunden, und wird diese Structur almählig weiter nach vorn sichtbar. Ist die Ausbildung dieser Structur eine Strecke weit in den Kopf vorgedrungen, so wird die Stelle, wo die Chorda sich von der Sclerotomcommissur abschnüren wird, kennbar durch die plötzliche Verdünnung des Mesoderms im Bilde des Medianschnittes (Tekstf. 22). An dieser Stelle wird nun eine grosse breite Zelle sichtbar, welche das Vorderende der Chorda abschliesst (Tekstf. 23*b*). Unterhalb dieser Zelle ist eine zweite Zelle sichtbar (*c*) welche ebenfalls bei dem Prozess der Abschnürung eine Rolle zu spielen scheint. Diese Zelle *c* schiebt sich unter die hinter ihr liegenden schon mehr oder weniger scheibenförmigen Zellen. Schnürt nun die Chorda sich von dem vorderen Mesodermstreifen, der Sclerotomcommissur, ab, so drängt sich die Zelle *c* mehr nach vorne zu, so dass die mehr voluminöse obere Zelle ganz nach oben und hinten gegen das Nervensystem gedrängt wird (Fig. 24 und 25).


Fig. 25.

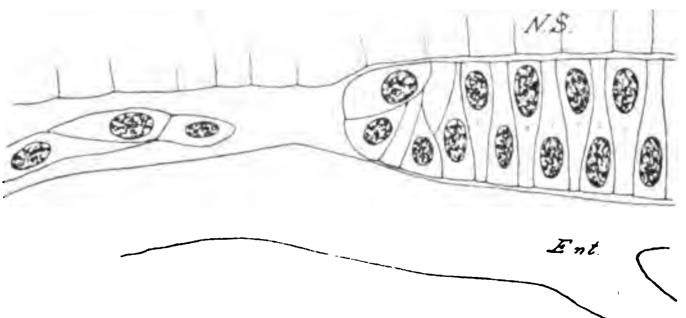


Fig. 22—25. Medianschnitte durch die Chordaspitze zur Demonstration der Abschnürung des Kopfhöhlenmittelstückes von der Chorda. Rechts die Chordaspitze, links die Sclerotomcommissur.

Die Zellen runden sich an ihrer Vorderseite ab, und die Chorda erhält auf diese Weise ihre sauber abgerundete Spitze. Noch während einiger Zeit nachdem die Chorda sich von dem Mittelstück getrennt hat, bleibt die voluminöse Zelle an der dorsalen Ecke der Chordaspitze sichtbar. Später ist sie nicht mehr nachzuweisen, aber auch als die Chorda ganz und gar aus grossen vacuolenhaltigen Zellen aufgebaut ist (mit Ausnahme des Chordaepithels) bleibt an der Spitze eine Kappe nichtvacuolisierter Zellen bestehen, welche Zellen dann aber die übliche Grösse zeigen.

Der auf diese Weise von der Chorda getrennte, beiderseits mit dem Kopfmesoderm in Verbindung stehende Mesodermstreifen, die Sclerotomcommissur, das Mittelstück der Kopfhöhlen, fängt bald

nach der Trennung sich zu verkürzen an, entfernt sich dabei von der Chordaspitze, und liegt auf dem Medianschnitt ganz frei in dem Raum hinter dem Infundibulum (Tekstfig. 18 *s c*). In späteren Stadien wird die Sclerotomcommissur hohl, und legt sich wie ein im Medianschnitt als runder Kreis (Tekstfig. 19 *s c*) erscheinendes Rohr an die Hinterfläche des Infundibularfortsatzes an; die Höhle der Quercommissur steht in offener Communication mit den Hohlräumen der beiden Kopfhöhlen, wie es auch bei den Selachiern der Fall ist. Bald flächt nun aber die hohle Quercommissur sich ab, und ist schliesslich (ungefähr am fünften Tage der Entwicklung der Embryonen) nur noch als ein kleiner flacher Zellwulst, an die Hinterfläche des Infundibularfortsatzes gepresst, sichtbar (Fig. 24 Taf. 9 *s c*). Bald schwindet auch dieser. Es zerfällt dann auch das Gewebe der durch die Commissur verbundenen Kopfhöhlen.

Wir finden also eine *vollkommene Continuität zwischen Chorda und Sclerotomcommissur;* wie es Neal ausdrückt: wenn die Chorda eine dorsale Bildung ist, so ist auch diese Zellmasse dorsaler Herkunft. Und dabei fanden wir eine *vollkommene Unabhängigkeit beider Gebilden von dem Entoderm. Die Sclerotomcommissur geht nur aus der dorsalen Chordaplatte hervor.*

Früher habe ich den Beweis zu bringen versucht, dass vom Anfang der Gastrulation an das Entoderm sich unabhängig von der Chorda-Mesodermanlage bildet, das Entoderm aus den Zellen der Prostomalverdickung, die Chorda und das anliegende Mesoderm aus dem umgeschlagenen Teil des Blastoderms. Bis in den vorderen Kopfbezirk war diese Unabhängigkeit zu erkennen.

In diesem Abschnitt sahen wir, dass auch für das Mittelstück der Kopfhöhlen, die Sclerotomcommissur, dieselbe Entstehungsweise angenommen werden muss. Wenn im Rumpfe die Chorda sich schon aus dem Mesoderm herausdifferenziert hat, besteht im Kopfe noch eine vollkommene Continuität. Die dorsale Mittelplatte, im Rumpfe von den beiden Mesodermflügeln getrennt, bleibt im Kopfe mit den Mesodermstreifen in Verbindung; durch die ventrale Ausbuchtung des Infundibulums wird die Mittelplatte unterhalb der Infundibulargegend zum Verschwinden gebracht. Hinter dem Infundibulum bleibt sie als Quercommissur der Kopfhöhlen bestehen, bis die spätere Umwandlung des Kopfmesoderms auch diesen Rest auflöst.

Mit einem praeoralen Darm hat also diese Bildung nichts zu schaffen. Ich meine, *sie ist homolog mit einem Teil der dorsalen Platte, welche sich beim Amphioxus in Chorda umwandelt.*

Ursprünglich reicht die dorsale Platte, aus dem sich Chorda und

Mesoderm differenzieren, bis an den vorderen Neuroporus. Aus dem medianen Abschnitte derselben differenziert sich beim Amphioxus in ihrer ganzen Länge eine axiale Stütze, die Chorda. Secundär wächst diese dann bis in das rostrale Körperende weiter vor. Dieses secundäre Vorwachsen betrifft aber nur das Körperende vor dem Gehirn, vor dem vorderen Neuroporus. Bei ganz jungen Embryonen mit acht bis neun Myomeren ist doch die Chorda schon bis vor dem Neuroporus, halbwegs dem Entodermsäckchen, differenziert.

Amphioxus besitzt noch ein einfach gerade gestrecktes Gehirn; zwar findet sich ein organartig differenzierter Abschnitt in der Gehirnwand, der vermuthlich dem Infundibularorgan homolog ist (2 *c*, 2 *d*), eine Strecke hinter dem vorderen Neuroporus, eine *Ausbuchtung* des Infundibulums besteht nicht.

Bei den höheren Wirbelthieren wächst ebenso die dorsale Platte, die Chorda-Mesodermanlage bis ins vordere Körperende hinein. Der mittlere Teil, die dorsale Mittelplatte, differenziert sich aber nicht in seiner ganzen Länge zur axialen Stütze, zur Chorda. Durch die sehr frühzeitig erfolgende ventrale Ausbuchtung des Infundibulums wird die Mesodermplatte in ihrem unter dem Infundibulum liegenden Teil bald fortgedrängt, durchbrochen, und durch die gewaltigen Formveränderungen des Gehirnes in Folge der ungleichartigen Ausbildung der verschiedenen von den differenten Gehirnabschnitten beherrschten Teilen des Kopfes, welche eine entsprechende verschiedene Ausbildung der nervösen Teile mit sich führte, ist eine als ein gerader elastischer Strang sich ausbildende axiale Stütze undenkbar geworden. Es differenziert sich die Chorda nur bis hinter den Hirnkrümmungen. Cranialwärts davon bleibt die Mittelplatte bis ans Infundibulum mit dem beiderseitigen Mesoderm in Verbindung.

Wie ist nun aber das Verhältniss zwischen Mesoderm, Entoderm und Ectoderm im vorderen, vor dem Gehirn liegenden Kopfbezirk. Wie verhält sich die vordere Mesodermmasse zur Hypophyse? Ist sie ganz mesodermaler Natur? Wo soll man das vordere Ende der Hirnachse suchen?

Was die Knochenfische anbetrifft, so sind für die sich hier abspielenden Vorgänge besonders drei Arbeiten von Bedeutung. Ich meine die Arbeiten von Jablonowski (14), Gregory (10) und Pollard (27), die letzte besonders für die Frage nach dem vorderen Ende der Hirnachse.

Nach Jablonowski ist die ganze unter dem Vorderende des Gehirnes liegende Zellmasse entodermaler Natur; sie ist mit dem

praeoralen Darm Kupffer's homolog und geht schliesslich in das den Vorderkopf erfüllende Mesenchymgewebe auf.

Nach Gregory lassen sich zu gewisser Zeit in dem oralen Zellpolster zwei Abschnitte unterscheiden: „ein kaudaler schnabelförmig nach vorn ausgreifender entodermaler Teil: dieser entspricht dem praeoralen Entoderm. Zweitens ein oraler Teil, welcher dem Exoderm angehört und . . unmittelbar dem Dotter aufliegt und lateralwärts in das Exoderm übergeht. Der dorsale Abschnitt entspricht also dem praeoralen Entoderm. Hier in diesem vordersten, undifferenzierten Entodermbezirke kommt es nicht zur Bildung eines abgegliederten medianen Verbindungsstranges in dem Sinne, wie derselbe da in Erscheinung tritt, wo das Entoderm deutlich als solches zu erkennen ist, d. h. wo es zur Bildung eines secundären Entoderms kommt. *Die entstehung eines secundären Entoderms unterbleibt im Gebiete des praeoralen Entoderms bei Knochenfischen vollkommen: diese ganze Zellmasse geht in das Kopfmesoderm auf* [1]). Da das praeorale Entoderm kontinuirlich über die Mittellinie hinwegzieht, besteht hier a priori bereits eine mediane Verbindungsplatte. Diese wird aber durch das mächtig nach unten wachsende Hirn mehr und mehr verdünnt, sodass schliesslich zwei zu beiden Seiten des Hirnes liegende Zellcomplexe entstehen, welche einige Zeit durch eine immer mehr sich verdünnende Brücke verbunden erscheinen. Durch das weiter ventralwärts fortschreitende Wachstum des Hirnes wird aber schliesslich auch diese dünne mediane Verbindungsplatte durchschnitten und die nun so isoliert zu beiden Seiten des Hirnes gelegenen Zellmassen nehmen mehr und mehr mesodermalen Charakter an. *Sie stehen aber dann kaudalwärts mit dem Mesoderm zu beiden Seiten der Infundibularregion in Verbindung und damit auch mit dem dort gelegenen Verbindungsstrang* [1])." (*S. 167*).

Die Hypophyse entsteht nach Gregory aus einem *entodermalen* und einem *ectodermalen* Teil. Ersterer tritt zuerst auf und ist unpaar. letzterer erscheint nach dem vorigen und zwar als dorsale, paarige und hohle Ausstülpung einer doppelblätterigen Exodermtasche. Beide Abschnitte bewahren bis unmittelbar vor dem Durchbruch des Mundes ihre Selbständigkeit. Von da ab beginnen beide Abschnitte (welche in frühen Stadien durch eine gaffelförmige Linie von einander getrennt waren) in Form und Aussehen der Zellen einander zu gleichen; die beiden Komponenten verschmelzen schliesslich in einem einheitlichen Gebilde und erfahren nunmehr jene Umwandlungen welche zur definitiven Form des Hirnanhanges der Teleostier führen."

---

[1]) Im Original nicht cursiviert.

Ueber die Frage nach dem vorderen Ende der Hirnachse macht Gregory keine bestimmten Angaben [1]).

Nach Pollard ist die Hypophyse grösstenteils exodermaler Herkunft. „Two paired thickened ingrowths occur, the anterior proceeding inwards from the region of the nose to below the optic stalk, and the posterior proceeding directly towards the middle line below and behind the eye. The anterior ingrowth, which is to a certain extent continuous with the ectoderm of the nose, gives rise chiefly to the hypophysis."

Die Hirnachse endet nach Pollard in einen die Fortsetzung des in frühen Stadien auf Querschnitten kreuzförmig erscheinenden Hirnlumens bildenden Spalt, welcher bis an das Ectoderm zu verfolgen ist (bei Gobius capito).

Wie bekannt, wurde die paarige Anlage der Hypophyse bei den Knochenfischen zuerst von Dohrn, später mehr eingehend von Lundborg (21 *a*) beschrieben, welche beide sie als ausschliesslich aus dem Ectoderm hervorgegangen auffassten. Béla Haller (11) entging die doppelte Anlage weil er nur ältere Stadien untersuchte.

Wie schon S. 451 erwähnt worden, gehen bei den Muraenoiden in frühen Stadien Entoderm und mesodermale dorsale Platte im vorderen Kopfbezirk vor dem Infundibulum in einander über und bilden zusammen die verdickte Zellgruppe der vorderen Mesodermmasse. In frühen Stadien ist diese Zellmasse vollkommen vom Ectoderm getrennt und besteht aus einem verdickten und lateralwärts zu beiden Seiten des Gehirnes in zwei Flügel ausgezogene Zellmasse, und eine dem Periblast aufliegende etwas weiter nach vorn reichende einschichtige Zellzunge. Diese Zellzunge ist in manchen Praeparaten caudalwärts direct bis in das einschichtige Darmentoderm zu verfolgen; in anderen Praeparaten war jedoch eine solche Trennung wie sie in der Figur 19 gezeichnet ist, nicht zu beobachten und ist keine Grenze in der soliden Zellgruppe aufzufinden. Wenn nun aber in etwas späteren Stadien das Infundibulum weiter nach vorne wächst (Fig. 22 Tafel 9), die vordere Mesodermmasse sich eng an das Ectoderm anlegt und schliesslich damit verschmilzt, das Entoderm sich zu dem Kopfdarmrohr auffaltet und schliesslich

[1]) In der soeben erschienenen Lieferung des Hertwig'schen Handbuches macht jedoch Kupffer, an den Praeparaten Gregory's die Entwickelung des Salmonidenhirnes studierend, die Angabe, dass auch hier die Ablösung des Hirnrohres vom Ectoderm zuletzt am rostralen Ende erfolgt, dass sich dabei aber keine Spur eines Processus néuroporicus zeigt, und ebensowenig sich am Ectoderm eine mediane Riechplakode nachweisen lässt. (Anmerkung während des Druckes.)



der Kopfdarm sich mit dem Ectoderm verbindet, geht anscheinend immer nur diese untere Zellschicht, welche auf frühen Stadien sich zungenförmig nach vorn ausstreckte, in die Bildung des Kopfdarmes und des Mundes ein, und die obere, in frühen Stadien mit dem Mesoderm in Verbindung stehende, aus grossen polygonalen Zellen aufgebaute Zellmasse nimmt keinen Anteil an die Bildung der Mundschleimhaut. Ob sie aber deswegen ganz mesodermaler Natur ist, lässt sich nicht beweisen.

Sobald das Kopfdarmzellblatt sich zu dem Darmrohr aufrollt, wird die untere Zellzunge (*a*) eingezogen und scheint sich ebenfalls nach hinten zu umzuschlagen. Es sind dann auf diesem Stadium zwei Zellgruppen im Medianschnitt zu unterscheiden, eine obere, der früheren vorderen Mesodermmasse entsprechend (Fig. 20 Taf. 9 *v. mes*), und eine untere welche sich caudalwärts continuirlich in das Kopfdarmentoderm fortsetzt (Fig. 20 *a*). Die obere Zellgruppe verschmilzt mit dem Ectoderm, aber in manchen Praeparaten war zu dieser Zeit noch — wie es in den Figuren gezeichnet ist — die Trennungslinie scharf zu ziehen. Unterhalb dieses Zellpolsters bildet die Grundschicht des Ectoderms eine nach innen vorspringende Falte, welche manchmal ganz deutlich und scharf von der oberen Zellmasse getrennt, auftritt, und sich an das Entodermrohr anlegt und damit verschmilzt. Schon in Fig. 20 Taf. 9 ist diese Verdickung des Ectoderms sichtbar, in den Figuren 22 und 23 ist sie ganz deutlich als eine nach innen vorspringende Falte, wenn auch ohne Lumen und mit der Deckschicht über sie hinweg ziehend, sichtbar. In den beiden Schnittserien, deren Medianschnitten die Figuren entnommen sind, war die vordere Mesodermmasse ganz scharf von dem Ectoderm getrennt. In dem Praeparat der Fig. 22 war sie nach hinten zu nicht deutlich von dem Entoderm zu trennen, in dem Praeparate der Fig. 23 war das Kopfentoderm schon ganz zu einem lichtungslosen Rohr zusammengefaltet, bestand also im Medianschnitt aus zwei Zellblättern und war ziemlich scharf von dem darüberliegenden Zellpolster abgegrenzt.

Aus dem ganzen Habitus der Zellen der Ectodermeinstülpung scheint mir unzweideutig hervorzugehen, dass diese Einstülpung eine Bildung sui Generis, eine richtige Mundbucht vorstellt, welche nur deshalb keine offene Einbuchtung bildet, weil die Deckschicht darüber hinzieht und eine offene Einstülpung hemmt. Eine gezackte, weiter nach innen verlaufende Grenze zwischen Entoderm und Ectoderm wie sie Gregory zeichnet, liess sich nicht beobachten. Wo eine Trennung möglich war, tat sie sich so vor wie ich es in den Figuren gezeichnet habe.

Ich hebe dies so nachdrücklich hervor, weil es mir besonders für die Auffassung der sich hier abspielenden Vorgänge von grosser Bedeutung erscheint. Die obere mesentodermale (oder mesodermale?) Zellengruppe schmiegt sich eng an das Ectoderm an, flächt sich ab und verschmilzt mit dem Ectoderm. *Sie lässt später die Hypophyse aus sich hervorgehen. Die Einbuchtung des Ectoderms bleibt zweischichtig und nimmt an diese Bildung der Hypophyse keinen Anteil.* Sie verbindet sich nur mit dem Kopfdarmentoderm zur Bildung des Mundes. Die Stelle wo sich das Ectoderm mit dem Entoderm verbunden hat, ist noch in späteren Stadien kennbar, weil sich, als die Mundhöhle (von dem vom Anfang ab bis zu dem Kiemengang hohlen Oesophagus aus sich bildend) eine Lichtung erhält, an dieser Stelle die Rachenhaut zeigt. Diese bricht durch noch ehe die Deckschicht, welche die Einstülpung der Mundbucht überwölbte, durchbrochen ist. *Diese letzte Durchreissung, die der Deckschicht, welche die Mundhöhle mit der Aussenwelt in offener Communication bringt, erfolgt, wie es auch von Miss Clapp für Batrachus tau und von Dohrn für Hippocampus, Gobius und Belone beschrieben ist, zuerst auf den Seiten, während erst nachträglich auch die Mitte durchbricht.* Mir scheint das aber hier nur von ganz untergeordneter Bedeutung zu sein, weil es offenbar mit der eigentümlichen Gestaltung des Mundes durch die sich sehr früh entwickelnde Bezähnung zusammenhängt.

Kann nun aber nicht später, wenn als die mesodermale Zellengruppe mit dem Ectoderm verschmolzen ist, eine secundäre Einwucherung der Ectodermzellen und eine Beteiligung derselben an die Bildung der Hypophyse stattfinden?

Gegen einer solchen Auffassung sprechen, wie mir scheint, die folgenden Tatsachen: erstens konnte ich die erste Andeutung der Hypophyse Schritt für Schritt auf die oberen hinteren Zellen des Zellpolsters, also die welche am weitesten von dem Ectoderm entfernt waren, zurückführen. Dafür ist die Figur 25 Taf. 9 von Bedeutung. Man sieht da oberhalb der Munddarmanlage eine Zellengruppe welche caudalwärts an dem Infundibulum grenzt und rostralwärts bis zu der mit x bezeichneten Stelle verfolgen lässt. Der mittlere Teil dieser Zellgruppe weist schon in dem Praeparat der Figur 25 eine leichte Verdickung auf — die erste Andeutung der späteren Hypophyse. Dabei gab kein einziges Praeparat einen Anhaltspunkt für die Annahme einer Einwucherung der Ectodermzellen.

Zweitens bilden manche Ectodermzellen der Mundbucht ungefähr im Momente des Ausschlüpfens der Larve aus dem Ei in ihrem Protoplasmaleibe eine Menge grosser runder Körnchen, welche dicht zusammengehäuft sind und den Zellen den Charakter von *Drüsen-*

zellen verleihen. Sie sind in ihrem Habitus am besten mit den Leydigschen Zellen der Amphibienhaut zu vergleichen, bilden sich in der Umgebung des Mundes und verschwinden nachdem die Larven aus dem Ei geschlüpft sind [1]). Sie sondern vielleicht eine Art Sekret ab, welches die Oberfläche des Vorderkopfes schlüpfrig hält und so das Ausschlüpfen aus der Eikapsel erleichtert, oder dazu dient die Eikapsel aufzulösen und auf diese Weise den Embryo im Stande zu setzen die Kapsel zu durchreissen.

Diese Körnchen, welche sich mit Eisenhaematoxylin schwarz färben, sind nun schon in etwas früheren Stadien zu erkennen. Sie bilden sich — wie es in der Figur 25 gezeichnet wurde —, unterhalb der Deckschicht in den Zellen des *Ectoderms* und sind an der Stelle der Mundbucht eine Strecke weit ins Innere des Munddarmes zu verfolgen. Auch unterhalb der Stelle, wo die Hypophyse zuerst auftritt, sind sie sichtbar, aber nur in den Zellen der zwei Schichten des Kopfdarmrohres, *nie in den Zellen der Hypophyse.* Anscheinend treten sie nur in den Ectodermzellen der Mundbucht auf. Nun gebe ich ohne weiteres zu, dass dieses Argument keine grosse Tragkraft besitzt, weil es sehr gut möglich wäre, dass die Sekretkörner nur in den Ectodermzellen der Mundschleimhaut und nicht in anderen *Ectoderm*zellen, welche sich schon zu Hypophysis-zellen differenziert haben, aufträten. Aber ich hebe es hervor, weil es immerhin von Bedeutung sein kann und jedenfalls in den Praeparaten sehr deutlich ist.

Ist dann aber gar kein ectodermaler Abschnitt der Hypophysisanlage vorhanden? Ja, aber er geht früh zu Grunde.

In dem Stadium der Figur 19 läuft das Gehirn rostralwärts schnabelförmig in das Ectoderm aus. Wenn nun in etwas späteren Stadien das Gehirn weiter zu wachsen anfängt, welches Wachstum besonders in der dorso-ventralen Dimension erfolgt, rundet es sich vorne und oben ab, und trennt sich vom Ectoderm. Die vordere Verdickung des Ectoderms sondert sich dabei von dem Gehirn, und bildet eine nach innen, nach dem Recessus opticus zu gerichtete conische Verdickung des Ectoderms, wie es aus der Vergleichung der Figur 19 mit der Fig. 20 sofort erhellt. *Oberhalb dieser nach unten gerichteten Ectodermverdickung bleibt die Verbindung des Gehirnes mit dem Ectoderm am längsten bestehen.* Wenn schon mehr nach hinten das Nervensystem durch eine glatt verlaufende Grenzlinie von der Epidermis abgesetzt erscheint, greifen hier (bei l. i.)

[1]) Die bei den jungen Larven über den ganzen Körper verbreiteten Hautdrüsenzellen, welche noch lange bestehen bleiben, sind auch hier neben diesen Zellen vorhanden, sehen aber durchaus anders aus.

in kurzer Strecke die äussersten Zellen des Neuralstranges noch zwischen die Epidermiszellen ein. Auch noch in späteren Stadien ist diese Stelle des Gehirnes durch die eigentümliche Lagerung der Kerne erkennbar, und hier scheint also das Gehirn sich zuletzt von der Epidermis zu sondern. Diese Stelle, in den Figuren mit l. i. bezeichnet, entspricht der Lage und dem Charakter der Zellen nach dem *Lobus olfactorius impar* von Kupffer. Wie beim Petromyzon und beim Stör entspricht sie meiner Ansicht nach auch hier dem vorderen Neuroporus, dem vorderen Ende der Hirnachse. Vergleicht man nun die Bilder Fig. 20, 22 und 23 mit den Bildern welche von Kupffer von der betreffenden Stelle bei Petromyzon Planeri und Acipenser sturio giebt, so leuchtet es sofort ein, *dass man dann in der nach unten, nach dem Recessus opticus und der Zellgruppe der vorderen Mesodermmasse hin gerichteten konischen Verdickung der Epidermis das Homologon des ectodermalen Anteils der Hypophyse zu suchen hat.* Bei den Petromyzonten sehr stark entwickelt, ist er bei den Ganoiden schon viel weniger stark hervortretend, denn nach den neueren Beobachtungen Bashford Dean's ist der lange Hypophysisschlauch der Acipenser-embryonen nicht ectodermaler, sondern entodermaler Natur, und das Ectoderm bildet hier nur eine geringe Einstülpung, welche sich dann mit dem entodermalen Schlauch verbindet.

Hier, bei den Muraenoiden, geht der ectodermale Anteil ganz zurück. Zwar legt er sich eng an die meso(ento)dermale Zellmasse, welche die Hypophyse bildet, an, aber in späteren Stadien verkleinert er sich schon (Fig. 22, 23), ist schliesslich nur noch als eine geringe Verdickung des Ectoderms nachzuweisen (Fig. 21) und es sind keine Anzeichen vorhanden, dass er später, wenn die mesentodermzellen mit dem Ectoderm verschmolzen sind, wieder zu wuchern anfängt und an der Bildung der definitiven Hypophyse sich betheiligt.

Die definitive Hypophyse scheint mir ganz mesodermaler (oder mesentodermaler) Natur zu sein. Sie bildet sich aus *drei* Anlagen, zwei lateralen, zu beiden Seiten des Infundibularfortsatzes gelegenen (Fig. 26 Tafel 9) und eine mediale, *vor* dem Infundibulum gelegene (Fig. 24) (wie Gaupp es für die Saurier angegeben hat). Später verschmelzen diese drei Anlagen zu der einzigen soliden Hypophyse, welche dann die übliche Form annimmt. Bei dieser Verschmelzung bekommt man nun oft Bilder, wobei in den verschiedenen Abschnitten der schon der äusseren Form nach zu einem einheitlichen Ganzen gewordenen Hypophyse die Kerne anders gelagert sind, sodass sie eine Zusammensetzung der Hypophyse aus verschiedenen Anla-

gen vortauschen, wie sie von Gregory für die Salmoniden und den Hecht beschrieben worden ist. Diese erst in späteren Stadien auftretenden Differenzierungen sind aber hier bei den Muraenoiden nicht auf eine Zusammensetzung der Hypophyse-anlage aus einem ecto- und entodermalen Abschnitt zurückzuführen, sondern stellen lediglich Phasen aus dem Verschmelzungs- und Umbildungsprozess der differenten, alle aus demselben Keimblatt hervorgegangenen, Anlagen vor. Ich bin aber weit davon entfernt, den schönen Bildern Gregory's ihre ihnen von dem Autor zugeschriebene hohe Bedeutung abzusprechen. Die erförderlichen jungen Stadien der Salmoniden und des Hechtes habe ich nicht untersucht, und es ist sehr gut möglich dass der ectodermale Anteil der Hypophyse bei diesen Teleostiern bestehen bleibt, während er bei den Muraenoiden rudimentär bleibt. Denn durch die excessive und in sehr frühen Stadien erfolgende Ausbildung der Oberlippe und der Zähnen bei den Muraenoiden-embryonen werden gerade in dieser Gegend Veränderungen hervorgerufen, welche bei den von Gregory studierten Teleostier-embryonen nicht vorhanden sind.

Zum Schluss sei noch die Frage nach dem vorderen Ende der Hirnachse mehr eingehend berührt. Wie bekannt, wird von van Wijhe und Kupffer der Endpunkt der Hirnachse in dem vorderen Neuroporus (resp. Lobus olfactorius impar) gesucht. Von Koltzoff wird bei demselben Object, das von Kupffer untersucht wurde, beim Neunauge, ein anderes Resultat erzielt, und dieser letzte Autor kehrt wieder zu der alten, früher auch von Kupffer geteilten, Auffassung des Bodens des Infundibulums als vorderen Endpunkt der Hirnachse, als Grenze zwischen dem Boden des Hirns und dessen Dach, zurück. Der Autor „kann es entschieden nicht begreifen, auf Grund welcher Erwägungen man diesem Punkt [1]) eine so wichtige morphologische Bedeutung beimessen kann, indem man denselben für das Vorderende der Hirnaxe anerkennt. Die Reihenfolge in der Sonderung der Anlagen dieser oder jener longitudinalen Organe bei der Entwickelung der Vertebraten erweist sich als in hohem Grade veränderlich; .... und im Neuroporus das Vorderende der Hirnaxe zu sehen wäre eben so unbegründet, wie die somitale Bedeutung denjenigen Somiten, welche beim Neunauge nach vorne vom vierten, und bei Acanthias nach vorne vom siebenten liegen, nur aus dem Grunde zu versagen, weil diese Somite sich später als das vierte, resp. siebente Somit sondern." Nach

[1]) d. h. der Punkt wo der Process der Sonderung des Hirndaches vom Ectoderm sich am meisten verspätet, der vordere Neuroporus.

Koltzoff liegt der Recessus opticus „im Hirndach in einiger Entfernung nach rückwärts vom Vorderende der Hirnachse." Das Vorderende der Hirnachse verwandelt sich in den Gipfel des Infundibulums. „Wenn der letztere allmählig vom Ectoderm fortrückt und sich nach innen versenkt, so ist diese Erscheinung offenbar eine secundäre und steht in Zusammenhang mit der Bildung der Mundgrube." (l. c. S. 551, 552).

Nun verliert jedoch Koltzoff aus dem Auge, dass beim Amphioxus doch ganz bestimmt das Vorderende der Hirnachse mit dem vorderen Neuroporus zusammenfällt, und dass wahrscheinlich das Infundibulum sich weiter nach hinten findet. Auch findet die definitive Ablösung des Gehirns von der Epidermis nicht dann hier dann da statt, sondern immer an derselben Stelle. Diese Stelle entspricht dem vorderen Neuroporus des Amphioxus. Es liegt auf der Hand, auch bei den cranioten Vertebraten hier das vordere Ende der Hirnachse zu suchen. Und besonders aus dem Studium der Teleostier-Entwickelung scheint mir unzweideutig hervorzugehen, dass der Boden des Infundibulums in jedem Fall *nicht* mit dem Vorderende der Hirnachse zusammenfällt, sondern weit nach hinten liegt.

In frühen Stadien, als das Hirn noch schnabelförmig im Ectoderm ausläuft, reicht die dorsale Platte bis *vor* der Stelle wo sich später das Infundibulum entwickelt. Fängt nun das Infundibulum sich zu entwickeln an, so verdrängt es, wie es oben gezeigt wurde, die Mesodermzellen an dieser Stelle, und liegt dann *vor* dem Chordaende, *vor* der Sclerotomcommissur; das ist aber eine secundäre durch das Wachstum der Infundibulargegend bedingte Erscheinung. Durch die Abrundung des Gehirnes, und das Wachstum besonders in dorso-ventraler Richtung wird nun die Stelle des vorderen Neuroporus (l. i.) nach oben gedrungen, und dies wird noch stärker durch das nach *vorn* erfolgende Wachstum der Infundibulargegend. Dieses nach vorn gerichtete Wachstum der (ventralen) Infundibulargegend geht deutlich aus der Vergleichung der Figuren 19, 20, 21, 22 und 23 aus Tafel 9 mit einander hervor; es ist so stark, dass es in der Gegend des späteren Recessus opticus gerade zur Bildung einer nach innen vorspringende Falte kommt, welche in den Querschnittsbildern das Hirn hier sogar in zwei über einander gelagerte getrennte Abschnitte zu zerlegen scheint. Diese Falte ist von Pollard bei Gobius capito gesehen worden, und von ihm als ein *Spalt* gedeutet worden, welcher bis an das centrale Hirnlumen reichte, und das vordere Ende der Hirnaxe vorstellen sollte. Die Hirnachse endete daher nach ihm im Recessus opticus. Pollard hat Recht, dass bei Gobius capito diese Erscheinung

auftritt. Ich habe sie an mehreren Medianschnitten von Embryonen, welche Dr. Godlewski die Freundlichkeit hatte, für mich in Neapel zu conservieren, gesehen. Es ist aber da ebensowenig eine Spalte als hier bei den Muraenoiden. Auch da scheint es nur eine Faltenbildung zu sein, hervorgerufen durch das excessive nach vorn gerichtete Wachstum des Infundibulums. Hätte Pollard eine Reihe auf einander folgender junger Stadien auf ihrem Medianschnitt geprüft, so würde ihm die Bildung dieser eigentümlichen Einfaltung nicht entgangen sein. Man sieht nie die Einsenkung der Hirnoberfläche bis ans centrale Lumen reichen. Nur die oberflächlichen Zellen der Vorderseite sind an der Stelle des späteren Recessus opticus augenscheinlich nach innen umgeschlagen, es hat sich eine Falte, oder besser eine Einkerbung, gebildet. Auf Querschnitten studiert, stellt diese sich als eine in horizontaler Richtung nach innen vorspringende Falte vor; man bekommt an den äussersten Querschnitten den Eindruck alsob das Gehirn hier in zwei übereinander gelagerte Abschnitte getheilt ist. Die Kerbe geht durch die ganze Breite des Gehirnstranges. Wäre ein wirklicher, bis ins Ventrikellumen hineinreichender Spalt vorhanden, so würde dieser sich doch auf den Querschnitten als eine Offnung, wenn auch spaltförmig, vortun, welche an beiden Seiten von der Gehirnwand begrenzt wäre. Das ist aber nicht der Fall. In den etwas weiter nach hinten gelegenen Schnitten verliert sich die horizontale Kerbe wieder, und die Gehirnmasse erscheint einheitlich. Erst dann erscheint die Lichtung zwischen den Augenblasenstielen in den Querschnitten. Mit diesem Ventrikellumen hat die Einkerbung, wenn sie auch auf den Längsschnitten in der Verlängerung des Lumens zu liegen scheint, nichts zu tun, auch nicht mit dem Vorderende der Hirnachse.

Hätte Pollard Recht, und wäre eine richtige Spaltbildung, welche das Lumen der Hirnventrikel mit dem Raum zwischen Epidermis und Mesodermzellen communicieren liesse, vorhanden, so wäre diese Erscheinung vollkommen unbegreiflich. Findet dagegen, wie es aus obiger Beschreibung hervorgeht, nur eine temporäre Faltenbildung, eine Einkerbung statt, hervorgerufen durch das nach vorn erfolgende Wachsthum der ventralen Hirngegend zusammen mit dem Auswachsen der Augenblasen, so hat die Erscheinung an und für sich nichts sonderbares mehr.

In diesem Abschnitt habe ich also den Beweis zu bringen versucht, dass das Mittelstück der Kopfhöhlen nicht nur in frühen Stadien mit der Chorda zusammenhängt, sondern sich in vollkommener Continuität mit dem Vorderende der Chorda befindet. Wie

die Chorda, so ist auch die Sclerotomcommissur aus der dorsalen Platte hervorgegangen, eine Bildung des Mesoderms, vom Darmentoderm vollkommen unabhängig. Die Sonderung der Chorda von der Sclerotomcommissur scheint immer in derselben charakteristischen Weise vor sich zu gehen.

In frühen Stadien steht die Sclerotomcommissur mit dem vor dem Gehirn gelegenen verdickten Zellpolster der vorderen Mesodermmasse in continuirlicher Verbindung. Durch das Herabwachsen des Infundibulums wird diese Verbindung unterbrochen.

Die untere Zellschicht der vorderen verdickten Zellmasse bleibt mit dem Darmentoderm verbunden, schlägt sich nach unten um, und verbindet sich mit dem Ectoderm zur Bildung des Mundes.

Aus den oberen Zellen der verdickten vorderen Zellmasse, welche mit dem Ectoderm verschmilzt, bildet sich die Hypophyse in einer ursprünglich dreifachen, später zu einem einheitlichen Ganzen verschmelzenden Anlage.

Der ectodermale Anteil der Hypophyse entwickelt sich unterhalb der Stelle, wo das Gehirn am längsten mit dem Ectoderm in Verbindung bleibt, aus dem verdickten Teil des Ectoderms. Er geht später verloren, und scheint keinen Anteil an dem Aufbau der definitiven Hypophysis cerebri zu nehmen.

Das vordere Ende der Hirnachse ist im vorderen Neuroporus, oberhalb des Recessus opticus, da wo das Gehirn am längsten mit dem Ectoderm in Verbindung bleibt, zu suchen. Das Infundibulum ist eine ventrale Bildung.

IV. *Ueber die Beteiligung des Ectoderms der Ganglienleiste am Aufbau des Kopfmesoderms.*

Die ersten Angaben über die Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Mesenchyms im Kopfe der Vertebraten rühren, so viel ich weiss, von Kastschenko her. Nach ihm (15) hat das Mesenchym in sich selbst nichts Spezifisches, kann aus ectodermaler und aus entodermaler Anlage sich entwickeln. Das Mesenchym ist nichts anderes als die Summe der embryonalen Zellen, welche während der Bildung der epithelialen Organe (im weitesten Sinne des Wortes) ungebraucht geblieben sind. Es hat keine bestimmte Ursprungsquelle und Ursprüngszeit und wird zum Theil vom Ectoderm aus gebildet.

Die weitaus bestimmtesten Angaben über die Herkunft des Kopf-

mesoderms sind aber in dieser Hinsicht von Goronowitsch (9 a) gemacht worden. Nach ihm — er hat zwar Anfangs Lachsembryonen, äber für seine erste Arbeit später ausschliesslich Vogelembryonen benützt — entsteht das Mesenchym des Kopfes bei Hühnerembryonen vorwiegend aus dem Ectoderm. Die Ganglienleisten des Kopfes zerfallen ausschliesslich in Bindegewebe, in Mesenchym; die wirklichen Ganglien entwickeln sich später an anderer Stelle. Weiterhin beteiligt sich auch das dorsolaterale Ectoderm an vielen Stellen an der Bildung des Mesenchyms.

Einige Jahre später wurde das Thema von Miss Platt und von Kupffer aufgenommen, von der ersten an Amphibien, vom letzteren an Ammocoetes.

Nach der erstgenannten Amerikanischen Forscherin findet bei jungen Embryonen von Necturus eine lebhafte Zellproliferation von Seiten des Ectoderms in der Gegend des Nasenepithels und des Mundes statt, welche nach innen proliferierende Ectodermzellen Knorpelanlagen darstellen. Durch einen verschiedenen Gehalt an Dotterkörnern und Pigmentkörnchen waren die Zellen des „Mesectoderms" von denen des „Mesentoderms" noch in späteren Stadien der Entwickelung scharf zu unterscheiden, und diese Unterschiede ermöglichten eine durchaus sichere Analyse des Kopfmesoderms aus zwei Quellen: das Ectoderm und das Entoderm. Auch aus dem Ectoderm der Ganglienleisten an den Seiten der ersten und zweiten Hirnblase entsteht zum Teil Bindegewebe. Eine Verwendung dieser Bildungen ausschliesslich für Mesenchym, wie es Goronowitsch will, wird von ihr jedoch in Abrede gestellt.

Später nahm sie das Thema noch einmal auf, wiederum an Necturus, wo „the marked differentiation of tissues occasioned by difference in the size and quantity of the yolk granules, though proving nothing in itself, makes it possible to distinguish the median tissues from one another with greater certainty, than that, with which they may be distinguished in any other vertebrate embryo with which I am acquainted." (l. c. S. 396). In dieser zweiten Arbeit wird dann angegeben, dass die knorpeligen Kiemenbogen und der vordere Teil der Trabeculae cranii aus dem Mesectoderm stammen.

Von Pollard (27) wurden zu gleicher Zeit, wie schon oben erwähnt (S. 444), ganz kurz die Beobachtungen von Goronowitsch an Hühnerembryonen für Gobius capito bestätigt, aber nur mit einigen Worten und ohne seine Ansichten näher aus einander zu setzen oder durch Abbildungen zu unterstützen. Die einzige Figur welche in dieser Hinsicht als Belege dienen konnte, ist ein Querschnitt durch die Gegend der Augenblasen, wo man das die Augen

umhüllende Zellgewebe mit dem oberen Teil des Nervenrohres in continuirlichem Zusammenhang sieht.

Die allbekannten Untersuchungen v. Kupffer's über die Entwickelung des Kiemenskelettes von Ammocoetes, über die organogene Bestimmung des Ectoderms, über die Beteiligung der Branchiodermis an dem Aufbau der Kopfknorpel und einiger Muskeln des Kiemenapparates, seine Bestätigung der Beobachtungen Miss Platt's nachdem er ihre Praeparate gesehen hatte (20 *c*), die Untersuchungen von Klaatsch (17 *a*) über die Herkunft der Skleroblasten, die scharfe Kritik Rabl's über seine Angaben und die darauf erfolgte Gegenkritik Klaatsch's (17 *b*) führe ich hier nur an ohne sie weiter zu analysieren. So auch sei der Vortrag Klaatsch's (17 *c*) über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ectoderm, in welchem er die Knochenentwickelung an vielen Stellen mit der Entwickelung der aus dem Ectoderm stammenden Hautsinnesorgane in Zusammenhang bringt, hier nur kurz erwähnt. Ebenso die Arbeit Lundborg's (21 *b*) aus dem Jahre 1898 über die Herkunft des Pterygopalatinknorpels bei Lachsembryonen aus dem Ectoderm.

Im selben Jahre hat auch Goronowitsch eine neue Arbeit über die Bedeutung der Kopfganglienleisten, diesmal bei den Knochenfischen, veröffentlicht — mir leider nur im Referat und aus dem, was Dohrn und Koltzoff darüber mitteilen, bekannt — in welcher er auch für den Lachs seine früher gemachten Beobachtungen über die ausschliessliche Verwendung der Kopfganglienleisten für mesenchymatöses Gewebe bestätigt. Auch beim Lachs werden nach ihm die definitiven Kopfganglien später an anderer Stelle gebildet.

Im selben Band des Morphologischen Jahrbuches, im welchem die Arbeit Lundborg's sich findet, erschien auch eine Abhandlung von Corning über die Herkunft des Kopfmesoderms bei Rana, in welcher er den Ergebnissen der Untersuchungen Miss Platt's ganz bestimmte Angaben gegenüberstellt (4).

Miss Platt legt, wie wir schon oben sahen, bei ihren Untersuchungen grosses Gewicht auf das verschiedene Aussehen der Zellen der Embryonalanlage durch Pigmentierung und Dottergehalt, und hält die stärker pigmentierten und von kleineren Dotterkörnchen ausgefüllten Zellen für Abkömmlinge des Ectoderms. Corning findet auch die verschiedene Pigmentierung der Zellen, hält sie aber für secundäre und durch die Entwicklung der Gewebe bedingte Unterschiede, welche mit der Abstammung der Zellen vom Ectoderm oder Entoderm nichts zu schaffen haben. Und darin hat er im Allgemeinen zweifellos Recht. Im Verbande hiermit möchte

ich an die Angaben von Morgan and Hazen über die Gastrulationsvorgänge beim Amphioxus erinnern, wobei secundär auftretende Vermehrung der Dotterkörnchen in den Zellen in relativ späten Stadien der Gastrulation auftritt, und an die neueste Arbeit von Koltzoff (18) über die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes in welcher der russische Forscher nachweist, dass secundäre Verminderung des Dottergehaltes und Verkleinerung der Dotterkörnchen in den Zellen sich nicht von der verschiedenen Herkunft der Zellen, sondern von dem Differenzierungsgrad der einzelnen Geweben und der mehr oder weniger regen Zellteilung der verschiedenen Zellen abhängig zeigt.

Aber Corning zieht meines Erachtens zu wenig in Betracht — obwohl er die betreffenden Stellen der Arbeit Miss Platt's anführt —, dass nicht der verschiedene Pigment- und Dottergehalt der Mesectodermzellen in späteren Stadien, welche von Kupffer bestätigt wurde, an sich das wichtigste Argument für die Behauptungen Miss Platt's ausmacht. In ihrer zweiten Arbeit sagt Miss Platt wörtlich: „I know the mesectoderm of Necturus to be of ectodermic origin because I have carefully followed the tissue from its origin, tracing the development through slight degrees of growth, in embryo after embryo, from the very beginning, until the stage now described." Und so einer bestimmten Angabe einer genauen Beobachterin wie Miss Platt müssen doch wohl ganz sichere Beobachtungen zu Grunde liegen. Wie dem sei, Corning konnte bei Rana nichts finden, das zu Günsten einer Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Kopfmesoderms spräche, und hält an der Spezifität der Keimblätter fest. Die Zellen von Miss Platt's Mesectoderm leitet er von den Zellen des Coeloms ab, die durch das Auftreten von Kiemenfurchen in einzelne Abteilungen als Kiemenbogencölom gegliedert werden.

Durch die oben erwähnte Arbeit Koltzoff's hat jedoch die Theorie der Beteiligung des Ectoderms an dem Aufbau des Kopfmesenchyms eine glänzende Bestätigung erhalten. Nach Koltzoff wird beim Neunauge eine vollständige Sonderung der Nervenleisten im Kopfabschnitt nur gegen den Anfang des neunten Tages, bei Embryonen mit annähernd 20 Somiten, bemerkt. In diesem Stadium merkt man in den Zwischenräumen zwischen den epithelialen Anlagen des Kopfes eine bedeutende Menge zerstreuter Zellen — des Mesenchyms. *Alle mesenchymatösen Zellen haben hier einen ectodermalen Ursprung* [1]). Erst später (im Laufe des zehnten Tages) tritt neben dem mesectodermalen Mesenchym ein Mesenchym von mesoderma-

[1]) L. c. S. 468. Im Original nicht cursiviert.

lem Ursprung auf, welches sich mit dem Mesectoderm vermischt. Es wird dann nicht immer leicht, das Mesectoderm von dem Mesoderm zu unterscheiden, aber immerhin kommt Koltzoff zu dem Schluss, dass das Mesenchym, aus welchem die Spinalganglien und die medialen Stämme der Kopfganglien sich formen, einen gemischten Ursprung hat, und in die Zahl seiner Bestandteile mesectodermale und mesodermale Zellen eintreten (S. 483), dass aber höchst wahrscheinlich beim Neunauge die Nerven und Ganglien sich ausschliesslich aus Mesectoderm anlegen. (S. 495). Gerade welche Gewebe und Organe ausser den Nerven sich beim Neunauge aus dem Mesectoderm entwickeln, hat Koltzoff nicht verfolgt (S. 497). Es erscheint ihm als sehr wahrscheinlich, dass aus Zellen, welche sich vom Ektoderm nach auswärts von jedem Kiemenbogen abspalten, sich Knorpelbögen entwickeln; auch scheint es Koltzoff möglich, dass das Vorderende der Trabecula cranii sich aus von der Entwickelung der Nerven ausgeschlossenen Nervenleistenzellen entwickelt (c. f. Miss Platt bei Necturus). Von anderen Organen, an deren Entwickelung beim Neunauge die Beteiligung des Mesectoderms Koltzoff für wahrscheinlich hält, führt er die Hirnhüllen und die Membrana limitans des äusseren Ectoderms und auch überhaupt das lockere Bindegewebe an (l. c. S. 498).

Ganz neuerdings hat in einer ausführlichen Studie (22. Studie zur Urgeschichte der Säugethiere) Dohrn sehr interessante, von prachtvollen und allem Anschein nach vollkommen naturgetreu gezeichneten Abbildungen verdeutlichte Angaben über die Beteiligung des Mesectoderms, der vom Ectoderm der Ganglienleisten des Kopfes herrührenden Zellen, an dem Aufbau der Branchialknorpel bei den Selachiern mitgeteilt. Die Beschreibung ist so klar, dass kaum ein Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtungen Dohrn's übrig bleiben kann.

Durch alle diese Arbeiten scheint mir die Beteiligung des Ectoderms an dem Aufbau typischer mesodermaler Organe über allen Zweifel erhoben zu sein. Ueber den Grad dieser Beteiligung, über den Grad der Beteiligung des oberflächlichen Ectoderms, des Ectoderms der Ganglienleisten und des Mesoderms an der Bildung der Nerven-Ganglien, gehen jedoch die Ansichten der verschiedenen Autoren noch weit aus einander.

Bei den uns hier beschäftigenden Teleostiern lässt sich nun deutlich nachweisen:

1°. dass ein grosser Teil der Nervenleisten des Kopfes sich in Mesenchym (Mesectoderm) umwandelt;

2°. dass bestimmte Abschnitte der Nervenleisten die Kopfnerven und Ganglien aus sich hervorgehen lassen;

3°. dass sich das oberflächliche Ectoderm wesentlich an dem Aufbau der Kopfganglien beteiligt.

Die Nervenleisten des Kopfes sondern sich ziemlich spät; die erste Andeutung findet sich im vorderen Kopfteil als eine Anschwellung des oberen Gehirnendes dicht hinter der Augenblasenausstülpung und weiter nach hinten bei Embryonen mit 11—13 Paar Urwirbel. Nur die Ränder dieses dorsalen angeschwollenen Teiles des Gehirnstranges wandeln sich in die Nervenleisten um. Die Anlage dieser Nervenleisten findet sich nicht im ganzen Kopfabschnitt gleichmässig über die ganze Länge des Gehirnes verteilt vor. Gerade hinter dem Augenblasenstiel finden wir eine beträchtliche Anschwellung, dann folgen zwei Sonderungen von geringerem Umfang. Nach vorne von der Anlage des Gehörbläschens sehen wir in späteren Stadien eine scheinbare *Unterbrechung in den Ganglienleisten.* Erst dicht vor dieser Anlage treten sie wieder auf. Eine eben solche Unterbrechung in der prootischen Region ist auch bei Petromyzon, bei den Haien und bei anderen Vertebraten beschrieben worden (primäre und secundäre Nervenleisten). *Hier ist diese Unterbrechung jedoch nur eine scheinbare.* In jungen Stadien ist die beiderseitige Ausstülpung der Nervenleisten ununterbrochen von der Gegend des Augenblasenstiels bis an die Ohrblase und weiter caudalwärts zu verfolgen. Die scheinbare Unterbrechung in späteren Stadien rührt nur daher, dass sich im hinteren Kopfteil die Anlagen bald nach ihrer Ausstülpung vom Centralnervensystem trennen und nur an ganz distinkten Punkten mit demselben in Verbindung bleiben. Der vordere Abschnitt der Nervenleisten trennt sich erst später vom Nervensystem ab, bleibt längere Zeit als eine compacte continuirliche Anlage mit demselben in Verbindung. Sie tut sich dann auf den Längsschnitten vor als eine solide Leiste, an der die oben erwähnten drei Verdickungen sichtbar sind. Aus dem hinteren Abschnitt dieser Gruppe von Zellen sondern sich allem Anschein nach die Augenmuskelnerven, doch ist mir die Genese dieser Nerven noch nicht ganz klar geworden. Bei der Kleinheit der Zellen und Feinheit dieser Nerven ist gerade die Feststellung der genetischen Entwickelung dieser Nerven mit grossen Schwierigkeiten verbunden.

Ungefähr in der Mitte zwischen Augenblasenstiel und Ohrblase finden wir die Anlage der Trigeminusganglien; dicht vor der Ohrblase findet sich die Anschwellung der Nervenleiste, welche das Acusticus-facialisganglion aus sich hervorgehen lässt. Dicht hinter der

Ohrblase entwickelt sich aus dem Material der Nervenleiste das Ganglion laterale Vagi. Darauf nimmt die Nervenleiste geringeren Umfang an und besteht im Rumpfe aus mehr locker gefügten Zellen über jedem Ursegment. Ein qualitativer Unterschied in dem Sonderungsprozess der Nervenleisten im Kopfe und im Rumpfe (Froriep) liess sich nicht beobachten. Der Unterschied ist, wie es in der jüngsten Zeit auch von Dohrn für die Selachier und von Koltzoff für Petromyzon betont wurde, nur quantitativ. Vorn sind die Nervenleisten viel bedeutender entwickelt, sondern sich viel mehr Zellen in die Nervenleisten ab, als hinten, und beteiligt sich deshalb auch ein grösserer Abschnitt des Gehirnstranges an dem Aufbau derselben. Der Bildungsmodus ist jedoch überall derselbe, und der Uebergang ein allmähliger.

Eine Eigentümlichkeit der Bildung der Kopfganglienleiste ist, dass sie sich in verschiedenen Praeparaten im Querschnitt ganz deutlich als hohle Aussackungen zeigt. So habe ich es in der Tekstfigur 13 gezeichnet, und habe es auch in der Figur 29 Tafel 9 genau nach dem Praeparate abgebildet. Eine derartige Bildung der Ganglienleisten zeichnet Kupffer für Bdellostoma (20 *d* Fig. 10, 11, 22). Auch in den soliden Anlagen anderer Praeparaten findet sich öfters eine regelmässige Anordnung der Zellen, welche auf eine doppelblättrige Aussackung hinweist.

Von dem erstgenannten vorderen Abschnitt der Nervenleisten wachsen die Zellen schnell nach unten dicht hinter dem Augenblasenstiel. Weil die Augenblasen sich sofort nachdem sie sich ausgestülpt haben, nach hinten wenden, und sich als zwei abgeflachte Blasen zwischen die Epidermis und die hinter dem Opticus gelegenen Hirnabschnitte drängen, bleibt nur ein dreieckiger Raum übrig. In diesen Raum wächst ein grosser Teil der Zellen der Nervenleisten hinein (Fig. 36 Tafel 10) und wächst um die Augenblasen herum (man vergl. die Fig. 6 Tafel 8 *mec*); diese Zellen verlieren dann jeden Zusammenhang mit dem Gehirn, nachdem sich erst die Verbindung der einzelnen Zellen unter sich und des ganzen Complexes mit der Gehirnwand zu dünnen Fäden ausgezogen hat. Auch nach vorn hat sich ein Teil dieser Nervenleistenzellen gewendet und ist vor um die Augenblasen herumgewachsen, und auch diese Zellen verlieren jeden Zusammenhang mit dem Nervenstrang. Dieser ganze Abschnitt der Nervenleiste fällt also in lose Zellen auseinander und bildet das Mesenchym des Vorderkopfes. Diese Mesectodermzellen sind nun aber, sobald sie sich in lockeres Mesenchym aufgelöst haben, nicht mehr von den mesenchymatösen Zellen des Mesoderms zu unterscheiden und es ist daher nicht möglich anzugeben, welche Organe gerade aus diesen Zellen gebildet werden. Mir scheint vielmehr

die Sache so aufgefasst werden zu müssen, dass diese Zellen des Mesectoderms sich mit den vom Mesoderm abstammenden Zellen vollkommen vermischen und *zusammen* die mesenchymatösen Organe des Kopfes aufbauen.

Der vordere Abschnitt der Nervenleisten geht also ganz in Mesenchym, in Mesectoderm über. Aber auch in dem mehr nach hinten gelegenen Abschnitt, aus welchem die Ganglien und Nerven entstehen, findet sich zwischen den Anlagen dieser Nerven eine beträchtliche Anzahl von Elementen, welche schon früh, bevor noch die Anlagen der Hirnnerven sich von dem oberen Teil des Centralnervensystems abgetrennt haben, sich von der Nervenleiste loslösen und sich allem Anschein nach in Mesenchym umwandeln (Fig. 36 Taf. 10). Dazwischen finden sich dann die Anlagen der Hirnnerven und Ganglien in den Querschnitten.

Diese Anlagen der Hirnganglien sind durchaus auf die Zellen der Nervenleisten zurückzuführen, nur scheint es mir sicher zu sein, dass da wo sich die Zellwulsten an die Epidermis anlegen, auch diese letztere wesentlich sich an dem Aufbau derselben beteiligt. Nicht nur dass die vom Centralnervensystem her stammenden Zellen sich ganz dicht an die Epidermis anschmiegen, sodass eine gezackte Linie die frühere Grenze der zwei Massen angiebt, sondern man sieht auch in dem schon vorher verdickten Teil der Epidermis Kernteilungsfiguren, deren Achse senkrecht auf der Oberfläche steht, und welche nur Zellen in die Tiefe schicken können welche in die Nervenganglienanlage übergehen (es sei hierbei auf die Figur 6 Tafel 8 verwiesen). Hat sich dann später die Ganglienanlage wieder von der Epidermis getrennt, so ist diese wieder rein einschichtig (ausgenommen die Deckschicht und vor der Ohrblase die Anlage des prootischen Seitenorgans).

Ob nun aber auch Zellen des Mesoderms in die Bildung der Ganglien eingehen, konnte ich nicht entscheiden. Aus den Bildern zu schliessen scheint es mir unwahrscheinlich zu sein, irgendwelche Sicherheit habe ich jedoch nicht erhalten können.

Ueber diesen allgemeinen Angaben hinaus werde ich in dieser Arbeit nicht gehen. Es liesse sich noch manches Interessantes über die Bildung der verschiedenen Kopfnerven und -ganglien im Détail mitteilen, meine Beobachtungen über diese schwierigen Fragen sind jedoch noch nicht abgeschlossen und es fehlen mir in meinem Material noch einige Serien der späteren Entwickelungsstadien. Für das Anfertigen dieser Schnittserien und das eingehende Studium dieser Verhältnisse fehlt mir leider jetzt die Gelegenheit. In einer speziell auf diese Fragen gerichtete Untersuchung werde ich hoffentlich später diese Verhältnisse eingehender behandeln können, und

behalte mir daher die Beschreibung der Entwickelung der Kopfnerven für eine folgende Arbeit vor.

Helder. Institut für Meeresforschung.
September 1903.

ERRATUM.

Durch ein Versehen ist auf S. 472 ein Drückfehler uncorrigiert geblieben. Man lese Zeile 12 von unten: statt (Fig. 30 und 31 auf Tafel 9): (Fig. 29 Taf. 9 und vergl. Fig. 1 der in 2*e* verzeichneten Arbeit).

LITTERATURVERZEICHNISS.

1. F. M. Balfour. A. Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. 1878.

2*a*. J. Boeke. On the development of the entoderm, of Kupffer's vesicle, of the mesoderm of the head and of the infundibulum in Muraenoids. Proc. Roy. Akad. of Science. Amsterdam, Meeting Jan. 25. 1902.

2*b*. —. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostier. I. Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Muraenoiden. Petrus Camper. 2e Deel. 2e Afl. S. 135—210.

2*c*. —. Ueber das Homologon des Infundibularorganes bei Amphioxus lanceolatus. Anat. Anzeiger, Bd. 21. N°. 15. 1902.

2*d*. —. On the infundibular region of the brain of Amphioxus lanceolatus. Proc. Roy. Akad. of Amsterdam. Meeting Saturday April 19. 1902.

2*e*. —. On the development of the myocard in Teleosts. Proc. Roy. Akad. of Amsterdam. Meeting Sept. 26. 1903.

3. E. R. Boyer. The Mesoderm in Teleosts; especially its share in the formation of the pectoral fin. Bullet. Mus. Harvard college. Vol 23. 1892. S. 91—133.

4. H. K. Corning. Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren Morphol. Jahrbuch. Bd. 27. pp. 173—241. 1899.

5 M. Davidoff. Ueber praeoralen Darm und die Entwickelung der Praemandibularhöhle bei den Reptilien. Festschrift von Kupffer. 1899. pag. 431—454.

6. A. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 18. 19. 20. 21. 22. Mitth. Zool. Stat. zu Neapel Bd. 15. 1901. 1902.

7*a*. A. Froriep. Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1901. P. 371—394.

7*b*. —. Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. Verhandl. Anat Gesellsch. 16. Vers. 1902. pp. 34—46

7*c*. —. Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anzeiger Bd. 21. pp. 545—553.

8. M. Fürbringer. Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Morphol. Jahrb. Bd. 28. 1900. pp. 478 - 482.

9a. N. Goronowitsch. Untersuchungen über die Entwicklung der sogenannten Ganglienleisten im Kopfe der Vögelembryonen. Morph. Jahrb. Bd. 22. 1893. pp. 187--259.

9b. —. Unters. über die erste Anlage der Cranialnerven bei Salmo fario. Nouveaux Mém. Soc. Imp. Naturalistes. Moscou T. 16. 1898. p. 1-50.

10. E. H. Gregory. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Anat. Hefte Bd. 20. 1902.

11. B. Haller. Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morphol. Jahrb. Bd. 25. 1898.

12a. Ch. Hill. Primary Segments of the Vertebrate Head. Anat. Anzeiger. Bd. 16. p. 353-369. 1899.

12b. —. Developmental Hystory of Primary Segments of the Vertebrate Head. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Entw. Bd. 13. 1900.

13a. C. K. Hoffmann. Zur Ontogenie der Knochenfische. Verh. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. 1881. 1882.

13b. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachei. I. Morphol. Jahrb. Bd. 24. 1896. p. 209-286.

13c. — Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 11. 1886.

14. J. Jablonowski. Ueber einige Vorgänge in der Entwickelung des Salmonidenembryos nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für die Beurtheilung der Bildung des Wirbelthierkörpers Anat. Anzeiger. Bd. XIV. 1898. S. 532-551.

15. N. Kastschenko. Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger. Bd. 3. 1888. S. 455—467.

16. H. Killian. Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandl. Anat. Gesellsch. 5. Vers. München. 1891. p. 85--107.

17a. H. Klaatsch. Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Morphol. Jahrb. Bd. 21. 1894. S. 153—240.

17b. —. Zur Kentniss der Betheiligung des Ectoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. Verh. Anat. Ges. S. Vers. 1894. S. 170-172.

17c. —. Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ectoderm. Verh. Anat. Gesellsch. 9 Vers. 1895.

18. N. K. Koltzoff. Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Bullet. d. l. Soc. Imp. des Natural. Moscou Année 1901. N°. 3. S. 259.

19a. Fr. Kopsch. Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. Anat. Gesellschaft 10. Vers. 1894. S. 113-131.

19b. —. Gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Verh. d. Anat. Gesellsch. Kiel. 1898. S. 67—79.

20a. C. v. Kupffer. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio. Stud. zur vergl. Entw. gesch. des Kopfes der Kranioten. Heft. 1. 1893.

20b. —. Die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. Idem Heft 2. München 1894.

20c. —. Ueber die Entwickelung des Kiemenskelets von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verh. d. Anat. Gesellsch. 9. Vers. 1895 S. 105—122.

20d. —. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Studien zur Entw Gesch. etc. Heft 4. München 1900.

21a. H. Lundborg. Die Entwickelung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. Zool. Jahrb. Bd. 7. 1894.

21b. —. Studien über die Betheiligung des Ectoderms an der Bildung des Mesenchyms bei den niederen Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. 27. 1899. S. 242-262.

22a. A Milnes Marshall The Head Cavities and their associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Science. Bd. 21. 1881.

22*b*. —. And W. Baldwin Spencer. Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Ibidem. Bd. 21. 1881.

23. H. V. Neal. The Segmentation of the Nervous System of Squalus Acanthias. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 31. 1898. p. 147—278.

24. B. Nöldeke. Die Herkunft des Endokardepithels bei Salmo salar Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 45. 1899.

25. A. Oppel. Ueber Vorderkopfsomite und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1889.

26*a*. Julia B. Platt. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a study of Acanthias vulgaris. Journ. Morph. Vol. 5. 1891. p. 78—112.

26*b*. —. Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Anat. Anzeiger Bd. 6. 1891. pp. 251—265.

26*c*. — Ontogenetische Differenzierung des Ectoderms in Necturus. Studie I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. pp. 911 - 966. 1894.

26*d*. —. Ontogenetic Differentiation of the Ectoderm in Necturus. Study II. On the development of the peripheral Nervous System. Quart. Journ. mikr. Sc. Vol. 38. 1896 pp. 485—547.

26*e*. —. The Development of the Cartilaginous Skull, and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. 45. 1897. S. 377—464.

27. H. B. Pollard. Observations on the Development of the head in Gobius capito. Quart. Journ. Mikrosk. Science. Vol. 35. 3 N. S. 1893.

28*a*. C. Rabl. Theorie des Mesoderms.

28*b*. —. Ueber Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandl. Anat. Ges. 6. Vers. Wien. 1892.

28*c*. —. Ueber die Herkunft des Skeletes. V. Anat. Ges. 8. Vers. 1894.

29*a*. H. Rex. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. Arch. f. mikr. Anat. u Entwickl. gesch. Bd. 50, 1897.

29*b*. —. Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes von Larus rudibundus. Anat. Anzeiger. Bd. 19. 1901.

30. J. Rückert. Ueber den Ursprung des Herzendothels. Verh. d. Anat. Gesellsch. 1887.

31. A. N. Severtzoff. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des electrischen Rochen. Bull. d. l. Soc. des Natural. de Moscou Année 1898. S. 197—263, 393—445.

32. J. Sobotta. Ueber die Entwickelung des Blutes, des Herzens und der grossen Gefässstämme der Salmoniden, nebst Mittheilungen über die Ausbildung der Herzform. Anat. Hefte. Abth. I. Heft 63. 1902.

33. A. Swaen et A. Brachet Etudes sur les premiéres phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostiens. Arch. Biologie. T. 16, 1899. T. 17, 1901.

34. K F. Wenckebach. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28. 1886.

35. M. Willcox. Notes on the occipital Region of the Trout, Trutta fario Zoological Bulletin Boston Vol. 2. Pag. 151—154. 1899.

36. A. Willey. Amphioxus and the ancestry of the vertebrates. 1894.

37. H. Chas. Williamson. Notes on some points in teleostean development. Sixteenth ann. Rep. of the Fishery Board for Scotland Part. III. p. 211—218.

38. H. V. Wilson. The Embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). Bull. of the U. S. Fis.h Comm. for 1889.

39*a*. J. W. van Wijhe. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. K. A. W. Amsterdam 1882.

39*b*. —. Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anzeiger Bd. IV. 1889.

39*c*. —. Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus Lanceolatus. Petrus Camper Deel I. S. 109—195. 1901.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Tafel 8, 9 und 10.

Sämmtliche Figuren sind mit Hülfe des Zeiss'schen Zeichenapparates (nach Abbe) genau nach den Praeparaten gezeichnet. Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

au = Augenblase.
ch = Chorda.
do = Dotterkugel.
glv = Ganglion laterale vagi.
ent = Entoderm
oes = Oesophagus.
per = Periblast.
sc = Sclerotomcommissur.
ns = Nervensystem.
mec = Mesectoderm.
mes = Mesoderm.
k = Kiemengang.
m = Magenerweiterung.
o = Ohrblase.
kh = Kopfhöhle.
pc = Pericardialhöhle
ec = Ectoderm.
ep = Epidermis.
r = Rückenmark.

Tafel 8.

Sämmtliche Figuren stammen von Embryonen von Mur. N°. 1.[1])

Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo mit 4 Paar Urwirbeln, ungefähr in der Mitte der Länge. Vergr: 250.

Fig. 2. Querschnitt etwas mehr nach vorn, in der Gegend der späteren Kiemenspalte.

Fig. 3. Querschnitt durch dasselbe Ei, noch mehr nach vorn, in der Gegend der späteren Augenblase.

Fig. 4. Querschnitt durch den vorderen Kopfbezirk (desselben Embryos). Vordere Mesodermmasse (v. mes).

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit fast ganz geschlossenem Blastoporus und dreizehn Paar Urwirbeln im Rumpfe. Zur Demonstration der Kopfsomite. Vergr.: 200.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit geschlossenem Blastoporus und 21 Paar Ursegmenten im Rumpfe. Wie in der Fig. 5, sind auch hier besonders die prootischen Somite in dem Schnitt getroffen worden. Um die Augenblase herum hat sich das Mesectoderm schon in Mesenchym aufgelöst. Vergr.: 200.

Fig. 7—12. Querschnitte durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 20 Paar Ursegmenten im Rumpfe.

Fig. 7. Dicht hinter der Ohrblase, vor der Kuppe des erweiterten Intestinalabschnittes (der Magenerweiterung).

---

[1]) Man vergleiche die provisorische Einteilung der Muraenoiden-Eier auf S. 149, 2*b*.

Fig. 8. Durch die Mitte der Ohrblase.

Fig. 9. Vor der Kiemenspalte.

Fig. 10. Hinter dem Infundibulum.

Fig. 11. Auf der Höhe des Infundibulums gerade hinter den Augenblasen.

Fig. 12. Durch die Augenblasengegend. Vorderster Abschnitt des Mesodermstreifens.

Fig. 13. Querschnitt durch die Gegend hinter dem Infundibulum eines Embryo von Muraena N°. 1 mit 24 Paar Urwirbeln. Kopfhöhlen mit Quercommissur.

Fig. 14. Idem. Das Infundibulum und die Augenblasen getroffen. Kopfhöhlen nicht mit einander verbunden.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 37 Paar Urwirbeln. Hinter dem Infundibulum sieht man die drei an einander grenzenden Kopfhöhlen (*kh*). *m* = Magenerweiterung. *pc* = Pericardialhöhle.

Tafel 9.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch den Kopf desselben Embryo der Fig. 15, an der anderen Seite der Medianlinie. Nur eine einzige geräumige Kopfhöhle sichtbar. Innerhalb der Pericardialhöhle ist das Herz (*H*) angeschnitten. Verg.: 240.

Fig. 17. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 39 Paar Urwirbeln, hinter dem Infundibulum. Die beiden geräumigen Kopfhöhlen (*kh*) sind durch die Sclerotomcommissur (*sc*) verbunden.

Fig. 18. Idem, etwas weiter nach vorn, durch das Infundibulum gehend. Unter der linken Kopfhöhle sieht man ein Blutgefäss quer durchschnitten.

Fig. 19. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 2 Paar Urwirbeln. *v mes* = vordere Mesodermmasse.

Fig. 20. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 7 Paar Urwirbeln.

Fig. 21. Medianschnitt durch den Kopf eines ebensolchen Embryos mit 12 Paar Urwirbeln. *au* = Lumen des Augenblasenstieles. Vordere Mesodermmasse mit dem Ectoderm verschmolzen.

Fig. 22. Medianschnitt durch den vorderen Kopfbezirk eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 9 Paar Urwirbeln. *v n* = Homologon des vorderen Neuroporus. Darunter die ectodermale Verdickung, das Homologon des ectodermalen Anteils der Hypophyse; die vordere Mesodermmasse scharf vom Ectoderm getrennt. Unterhalb dieser die ectodermale Mundbuchtfalte.

Fig. 23. Dasselbe bei einem um ein Geringes älteren Embryo.

Fig. 24. Medianschnitt durch die Hypophysenanlage einer eben ausgeschlüpften Larve von Mur. N°. 2. *Hyp.* = Hypophyse. *I.o.* = Infundibularorgan.

Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch die Gegend des Mundes bei einem Embryo von Mur. N°. 1 mit 37 Urwirbeln (Ende des dritten Tages). Zur Demonstration der Drüsenzellen im Ectoderm.

Fig. 26. Querschnitt durch das Infundibulum und die Hypophysenanlage eines Embryo von Mur. N°. 1 vom Ende des vierten Tages der Entwickelung.

Fig. 27. Querschnitt durch die Augenblasengegend eines Embryo von Mur. N°. 1 mit noch nicht ganz geschlossenem Blastoporus. Anfang des Umschlages des Entoderms. Vergr.: 240.

Fig. 28. Dasselbe von einem etwas älteren Embryo. Das Mesoderm fängt an sich unter das Entoderm zu schieben. Vergr.: 420.

Fig. 29. Querschnitt durch die Herzanlage eines Embryo von Mur. N°. 1 am Ende des zweiten Tages der Entwickelung. Zur Demonstration der „Portion moyenne" des Mesodermes und der Anlage des Herzendothels. Vergr.: 420.

Fig. 30. Querschnitt durch die Ganglienleiste im Kopfe eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 13 Urwirbeln. *N L* = Ganglienleiste.

Tafel 10.

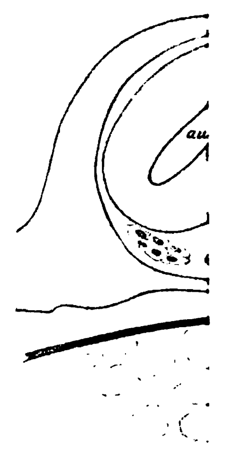
Fig. 31. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Muraena N°. 1 am Ende des zweiten Tages der Entwickelung. Anlage des Blutgefässsystems.

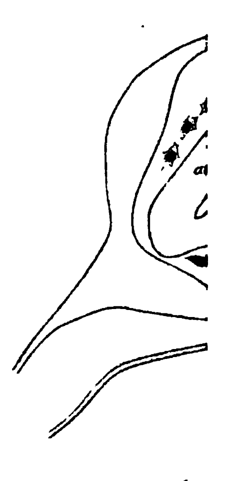
Fig. 32. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Muraena N°. 1 mit fast ganz geschlossenem Blastoporus und 9 Paar Urwirbeln. Zur Demonstration der Verbindung der Seitenplatte mit dem Ectoderm. Vergr.: 240.

Fig. 33. Dasselbe von einem Embryo von Muraena N°. 1 mit 12 Paar Ursegmenten (Anfang des dritten Tages). *Sp* = Seitenplatte. *m i* = masses intermédiaires des Mesoderms. *my* = Myotom. Die Zelle median unterhalb der Chorda gelegen, ist entodermalen Ursprungs und stellt die Hypochorda vor. Sie wird von den Zellen der Masses intermédiaires unterwachsen. Vergr.: 100.

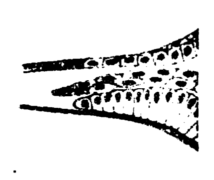
Fig. 34 und 35. Anlage und Auswachsen der Ganglienleiste. Vorderer Abschnitt. Anlage des Mesectoderms. Vergr.: 240.

Fig. 36. Etwas schief geschnittener Querschnitt durch das Mittelhirn eines Embryo von Mur. N°. 1 mit 15 Paar Urwirbeln. Links Mesectoderm, rechts Mesectoderm und Ganglienanlage (des Nervus Trigeminus). Vergr.: 240.

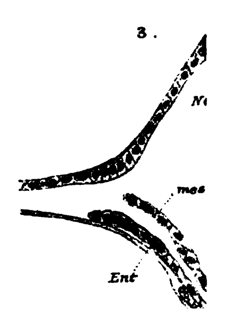




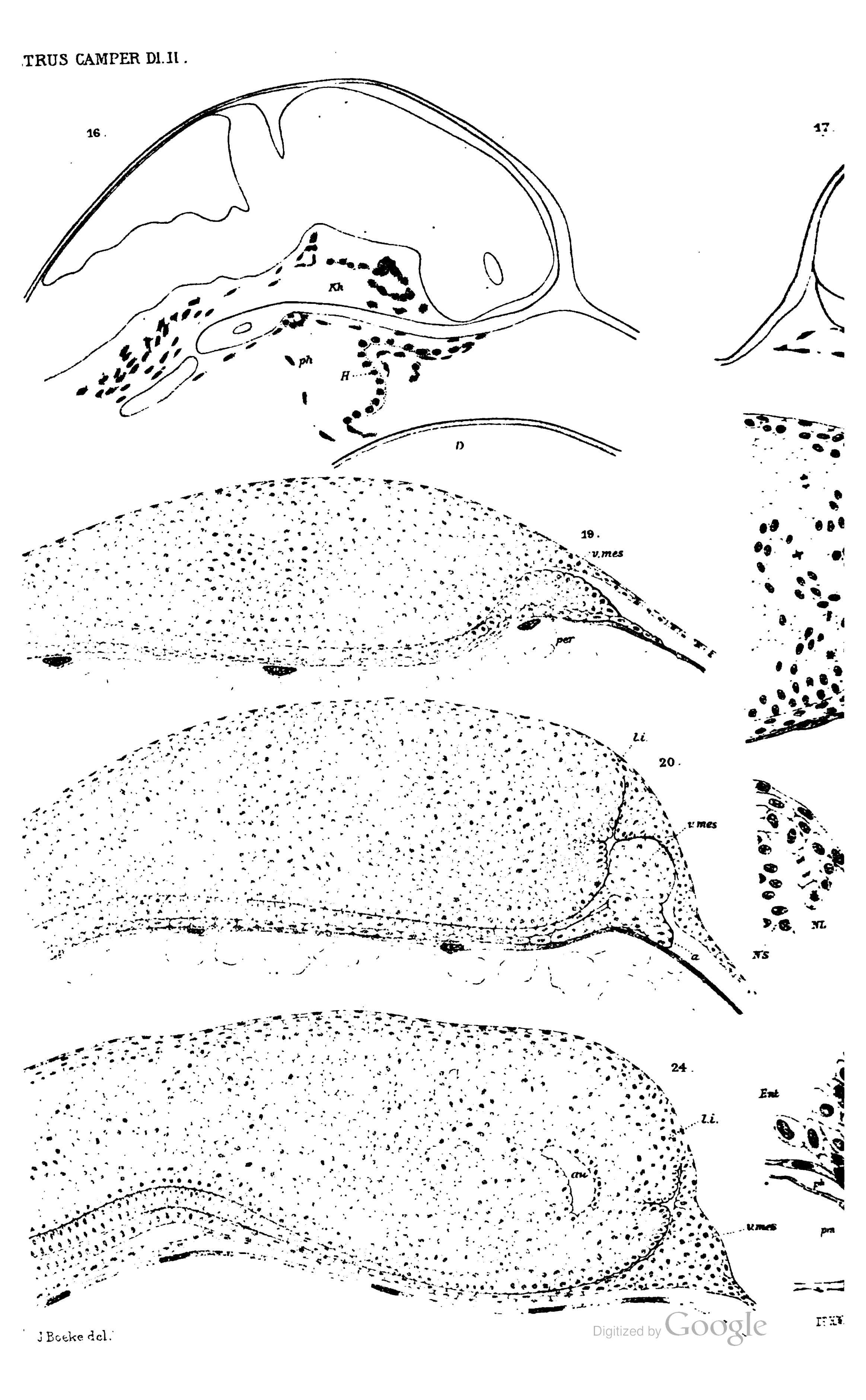
1.



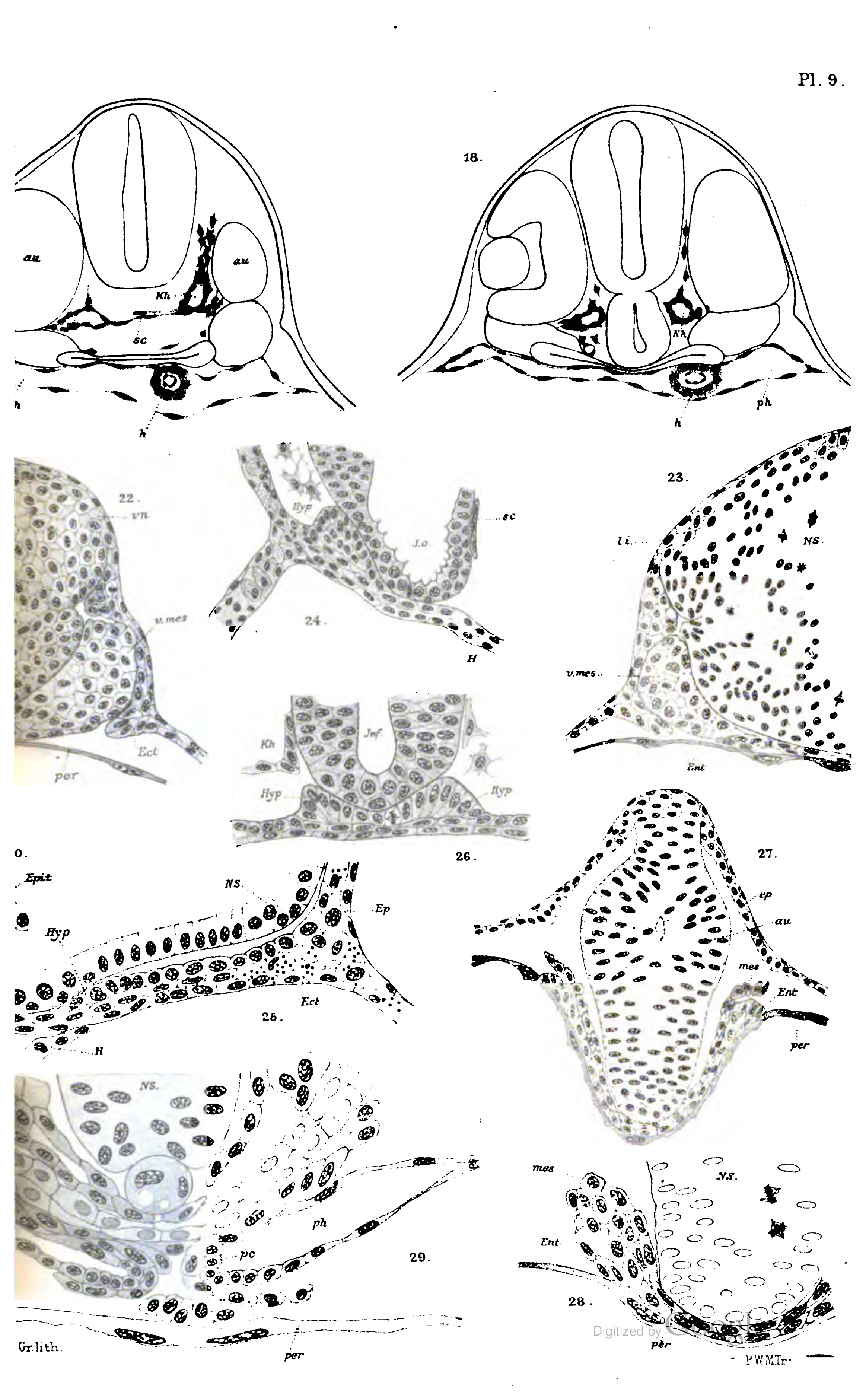
3.

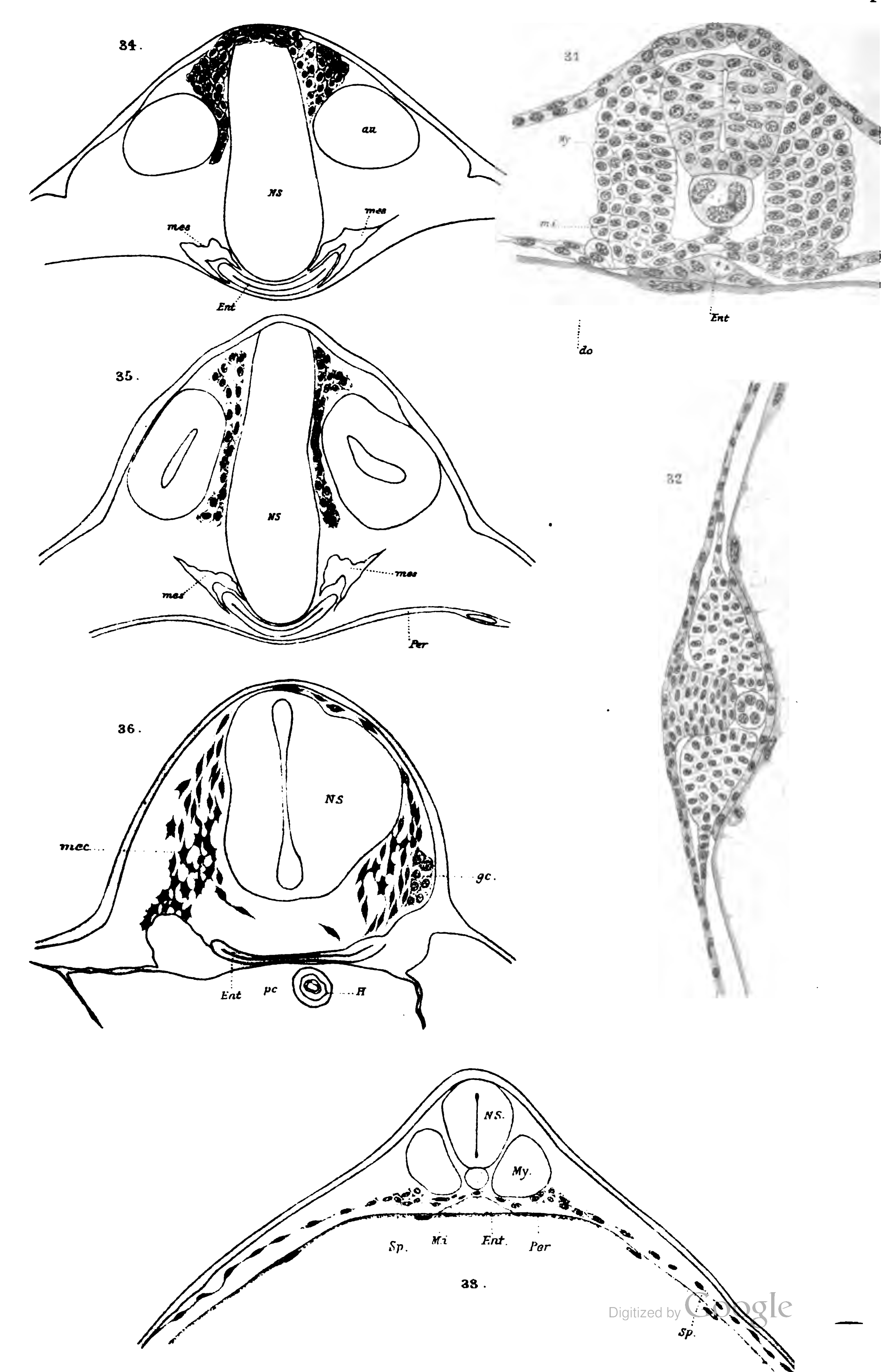


J Boeke de



J Boeke del.


18.
au
au
Kh
sc
h
h
Kh
ph
h
22.
vn
v.mes
Ect
per
Hyp
sc
J.o.
24.
H
23.
l i.
NS.
v.mes
Ent
Kh
Jnf.
Hyp
Hyp
0.
26.
27.
Epit
NS.
Ep
Hyp
Ect
25.
H
ep
au.
mes
Ent
per
NS.
ph
pc
29.
per
mes
NS.
Ent
28.
per
Gr. lith.
P.W.M.Tr.


34.
au
NS
mes
mes
Ent
31
My
Ent
do
35.
NS
mes
mes
Per
32
36.
NS
mec
gc.
Ent
pc
H
NS.
My.
Sp.
Mi
Ent.
Per
38.
Sp.

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN HIRNVOLUM UND SCHÄDELCAPACITÄT, NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DAS HIRNGEWICHT DER HOLLÄNDER,

VON

Prof. Dr. LOUIS BOLK,
zu Amsterdam.

Die vorliegende Mitteilung bezweckt ein Hiat auszufüllen in unserer Kenntniss der physischen Anatomie des Gehirns. Schon während längerer Zeit sammelte ich das Material zur Beantwortung der Frage: in welcher Beziehung steht das Hirnvolum zur Schädelcapacität, eine Frage auf welche es bis jetzt noch nicht möglich war aus der Litteratur eine etwas genaue Antwort zu bekommen, da spezielle Untersuchungen darüber noch gänzlich fehlen. Zwar finden sich im neurologischen Centralblatt von 1897 die Resultate einer Untersuchung von Zanke, aber man kann kaum sagen dass durch diese Untersuchung unsere Kenntniss etwas gefördert worden ist. Denn noch ganz abgesehen davon dass die Gehirne Zanke's von Verpflegten aus einer Irrenanstalt stammten, vergleicht der Verfasser nicht das Volum, sondern das Gewicht des Gehirns mit der Schädelcapacität und bestimmt letztere mittelst eines Verfahrens, das zu groben Fehlern Anlass geben muss. Weiter ist der Einfluss des Alters nicht genügend gewürdigt. Und man kann das Problem der Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität nicht zur Solution bringen, ohne das Alter der Individuen mit im Kreise seiner Beobachtungen zu ziehen. Das bringt einen doppelten Vorteil mit sich. Erstens werden die Schlussfolgerungen dadurch sicherer, und zweitens bekommt man in dieser Weise eine Antwort auf die Fragen: ändert sich, und in welchem Grade, die Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität mit vorrückendem Alter, um wie viel Prozent verringert sich das Hirngewicht in Folge der senilen Involution. Ein zweiter Umstand, auf dem zu achten ist, betrifft die Krankheit welcher die verschiedenen Individuen unterlagen. Denn besonders bei Hirnkrankheiten kann das Volum abnehmen und es ist gerade die Frage bis in welchem Grade dies geschehen kann. Natürlich lässt sich eine solche Frage nicht durch Bestimmung des absoluten Hirngewichtes erledigen, nur die Vergleichung des Hirn-

volumens mit der Schädelcapacität setzt uns im Stande die Lösung der Frage näher zu kommen, da man sich in jedem Falle überzeugen kann ob, und in welchem Grade die Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität abweicht von den Beziehungen bei Individuen gleichen Alters mit nicht pathologisch entarteten Gehirnen.

Nebenbei finden sich in dieser Mitteilung Angaben über das Hirngewicht des Holländers, da ich selbstverständlich meine Bestimmungen an den Gehirnen von Landesgenossen ausgeführt habe. Auch in dieser Richtung füllt also diese kurze Mitteilung ein Hiat aus. Denn obwohl hie und da in der älteren holländischen Litteratur einige vereinzelten Aufgaben über das Gewicht holländischer Gehirne aufzufinden sind, ist ihre Anzahl jedoch nur so gering dass ihnen kein wissenschaftlicher Wert bei zu legen ist, was schon daraus hervorgeht dass sie nicht in der ausländischen Litteratur übergegangen sind. Sowohl in den deutschen als in den französischen Handbüchern über Anthropologie oder in umfassenden Arbeiten über das Central-Nervensystem fehlt jede Mitteilung über das Hirngewicht der Holländer.

Bei einer Untersuchung wie die vorliegende kann man nicht umhin gleichzeitig das spezifische Gewicht mit im Kreise der Untersuchung hinein zu beziehen. Denn auf die Frage ob man es in einem bestimmten Falle mit einem pathologischen Objecte zu tun hat, giebt öfters das spezifische Gewicht Antwort. Und wenn man dazu, wie ich es getan habe, regelmässig für jeden eingetroffenen Kadaver die Krankheit und Todesursache annotirt, dann bekommt man allmählig Material zur Beantwortung der Fragen ob bestimmte Krankheiten einen Einfluss auf das specifische Gewicht des Gehirnes ausüben. Auch in dieser Richtung bringt somit eine solche Untersuchung eine Förderung unserer Kenntniss.

Ueber die Technik sei Folgendes bemerkt. Die Gehirne wurden sofort nach eintreffen des Kadavers gewogen. Da das holländische Gesetz eine Beërdigung, das heisst auch eine Ueberlieferung dem Anatomischen Institute, innerhalb sechs und dreissig Stunden nach dem Tode verbietet, wurden die Gehirne in den meist günstigen Fällen doch noch immer ungefähr acht und vierzig Stunden post mortem gewogen. Gewöhnlich verlief etwas längere Zeit. Ich habe besonders darauf geachtet ob dieser Umstand nachteilig wirken konnte auf das spezifische Gewicht des Gehirnes indem ich die Bestimmungen der in Sommermonaten eingetroffenen Kadavern verglichen habe mit jenen die in Wintermonaten zur Untersuchung gelangt waren. Und wiewohl natürlich die Winterleichen immer etwas besser konservirt waren, ist es mir doch nicht gelungen einen Einfluss auf das specifische Gewicht der Gehirne nach zu weisen.

Nachdem das absolute Gewicht des Gehirnes bestimmt war, wurde sofort das ganze Object unter Wasser gewogen. Es wurde dazu Leitungwasser benutzt das durchschnittlich ein specifisches Gewicht von etwas weniger als 1001 aufwies.

In dieser Weise wurde das Volum des Gehirnes bestimmt. Das bei der Bestimmung des absoluten Gewichtes auf der Wage sich findende Blut, wurde gemessen (gewöhnlich 6 bis 10 c M³.) und vom Hirngewicht abgezogen. Aus den für Gewicht und Volumen gefundenen Zahlen wurde sodann das spezifische Gewicht berechnet.

Die Schädelcapacität bestimmte ich mittelst Wasser, nach dem Verfahren das ich ausführlich schon früher in der Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie Bnd V beschrieben habe [1]). Ich unterlasse es hier auf diese Methode näher ein zu gehen, verweise nach der citirten Abhandlung.

Ich werde anfangen mit der Besprechung des spezifischen Gewichtes des Gehirnes. Ehe ich zur Besprechung dieses Gewichtes beim Erwachsenen übergehe, gebe ich einige Resultate über dieses Gewicht bei Föten, Neonati und jüngeren Kindern.

Die in untenstehender Tabelle niedergelegten Angaben über das absolute Gewicht sind zu wenig zahlreich um über dessen Zunahme in den letzten Monaten der Gravidität ein Urteil sich bilden zu können. Das Gewicht der sechs Gehirne von Neonati schwankte zwischen 370 und 468 g. Ich kann nicht umhin auf diese Zahlen besonders hin zu weisen.

Denn diese Hirngewichte sind in Vergleichung mit Bestimmungen anderer Forscher sehr hoch zu nennen. Boyd fand als mittleres Hirngewicht von 81 Fällen bei männlichen Neugeborenen 330.8 g. bei weiblichen 283.5; Mies fand als solches bei Knaben 339.2 g. bei Mädchen 329.9 g Ziehen bemerkt in seiner bekannten monographischen Bearbeitung des Central-Nervensystems dass diese Zahlen zu niedrig sind, was durch die Ergebnisse der Untersuchung von Marchand bestätigt worden ist. Denn dieser Autor fand als Mittelgewicht des Gehirnes von 16 neugeborenen Knaben 371 g. von 8 neugeborenen Mädchen 361 g. Nun fand ich im Allgemeinen noch höhere Zahlen, besonders das Hirngewicht einer Neonata von 468.6 erscheint den gegebenen Mittelzahlen gegenüber als excessiv hoch.

Nun sind in der Tabelle als Neonati nur angeführt die Kinder welche bei noch anheftender Nabelschnur eine grössere Körperlänge als 50 c.M. besassen. Dieses Mass ist eine Kautele dass man es

[1]) Bolk. L. Kraniologische Untersuchungen holländischer Schädel. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Beziehung zwischen Form und Capacität des Schädels. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. Bnd. V.



Tabelle von spec. Gewichten jugendlicher und fötaler Gehirne.

Geschlecht.	Körperlänge oder Alter.	Krankheit.	Absolutes Gewicht.	Specifisches Gewicht.	Bemerkungen.
männlich.	37 c.M.		164.3 Gr.	1020.	
männlich.	40 „		273.2	1023.9	
weiblich.	41		273.9	1021.6	Lebte 9 Tage.
weiblich.	44 „		222.	1025.3	
weiblich.	46 „		213.1	1029.	
männlich.	48 „		344.1	1027.7	Lebte 10 Tage.
weiblich.	50 „		347.8	1027.	
weiblich.	Neonatus.		407.5	1029.8	
weiblich.	„		419.7	1024.9	
männlich.	„		370.2	1029.4	
männlich.	„		372.	1027.6	
weiblich.	„		468.6	1028.5	
weiblich.	„		380.7	1025.3	
männlich.	2.5 Monat.	Paedatrophia.	430.4	1029.1	
männlich.	5 „	Pneum. croup.	643.2	1029 9	
weiblich.	8 „	Tussis convuls.	730.2	1034.4	
männlich.	1 Jahr.	Bronchopneum.	751.	1030,4	
weiblich.	13 Monat.	Morbilli.	840.8	1035.3	
männlich.	17 „	Bronchopneum.	1169.7	1033 1	
männlich	21 „	Morbilli.	819.7	1032.2	
weiblich.	21 „	?	1003.1	1033.3	
weiblich.	3 Jahr.	?	900.7	1035.7	

nicht nur mit reifen Kindern zu tun hat sondern auch mit solchen die ihre normale Länge erreicht hatten. Wohl vielleicht in Folge dieser Selection sind die von mir gegebenen Zahlen höher als die bis jetzt gegebenen.

Betrachten wir jetzt das spezifische Gewicht foetaler Gehirne und solches von Gehirnen jüngerer Kinder, dann kann man über die Bedeutung der Zahlen erst urteilen wenn das normale spezifische Gewicht des erwachsenen Gehirnes bekannt ist. Die Mitteilung muss hier somit vorangehen dass ich als solches 1034 gefunden habe.

Bei keinem einzigen Föt oder Neonatus wurde diese Zahl gefunden, alle gefundenen Zahlen bleiben unterhalb 1030, wobei man wohl eine Tendenz konstatiren kann zu einer Steigung mit dem Alter des Fötus. Auch die zwei Kinder im ersten Halbjahr erreichen die Zahl 1030 noch nicht, aber schon das achtmonatliche Mädchen hat die Mittelzahl erreicht, und die älteren

schwanken innerhalb der Grenzen die man auch bei Gehirnen von Erwachsenen konstatirt. Es erreicht somit schon in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres diese physische Eigenschaft des Gehirnes ihren definitiven Wert, was a priori nicht zu erwarten war, da doch in diesem Alter das Gehirn noch gar nicht fertig ausgebildet ist.

Ueber das spezifische Gewicht der erwachsenen Gehirne giebt die nächstfolgende Tabelle Auskunft. Diese Tabelle umfasst nicht alle von mir ausgeführten Bestimmungen. Denn es sind nicht eingetragen die spezifischen Gewichten von an Gehirnkrankheiten verstorbenen Personen. Darüber werde ich unten noch kurz berichten. Es haben doch gewisse Hirnkrankheiten solch einen starken Einfluss auf das specifische Gewicht dieses Organes dass sie als pathologische Erscheinungen besondere Berücksichtigung erfordern. Es finden sich in der Litteratur schon viele Angaben über das spezifische Gewicht des Gehirnes, die von Ziehen in seiner schon erwähnten Arbeit zusammengestellt sind, und auf welche ich hier für eine Vergleichung mit der von mir gegebenen Tabelle verweise.

Tabelle von spec. Gewichten erwachsener Gehirnen.

1026	.
1027	.
1028	
1029	.
1030	..... (5)
1031	.... (8)
1032	.... (15)
1033	.... (22)
1034	.... (32)
1035	.... (19)
1036	.... (15)
1037	.... (4)
1038	.
1039	.

Im Ganzen bringt diese Tabelle die Resultate von hundert fünf und zwanzig Wägungen, wobei keine Trennung zwischen männlichen und weiblichen Gehirnen gemacht worden ist. Zwar wird von einigen Autoren (Baistrocchi, Bischoff, Nasse, (citirt nach Ziehen)) ein Unterschied angegehen zwischen den Gehirnen beiderlei Geschlechter, und stimmen die genannten Autoren darin überein dass beim Weibe im allgemeinen ein etwas höheres specifisches Gewicht vorkommt als beim Manne, doch sah ich in meinem Material diesen Befund nicht bestätigt. Denn es stimmten die

zwei Gruppen von Gehirnen darin überein dass, wie in der oben gegebenen allgemeinen Tabelle, die maximum Zahl der Fällen bei 1034 zu verzeichnen war. Einer Mittelzahl ist bei diesen Untersuchungen kaum wissenschaftlicher Wert bei zu legen, eine richtige Einsicht der Sachverhältnissen bekommt man nur aus einer Tabelle wie die Obenstehende.

Es stellt die gegebene Tabelle eine sehr regelmässig verlaufende Kurve dar. Die niedrigsten spec. Gewichte 1026 und 1027 scheinen sehr selten, noch nicht in éinem Prozent der Fälle vor zu kommen, und gleichfalls die sehr hohe 1038 und 1039. Sondern wir diese extremen Fälle aus, dann sagt unsere Tabelle dass das spec. Gewicht des menschlichen Gehirnes schwankt zwischen 1029 und 1037 während der Höhepunkt der Kurve bei 1034 fällt. Dass eine Mittelzahl mit Hülfe dieser Tabelle berechnet, nicht den richtigen Zustand wiedergeben würde, geht schon daraus hervor dass es mehr Gehirne giebt welche den Wert 1034 nicht erreichen, als solche die es überschreiten. Die Ursache davon kann ich leicht nachweisen. Es spielt hier nämlich die Krankheit eine gewisse Rolle. Es giebt unter meinem Material eine ziemlich grosse Zahl Gehirne von an Phthisis pulmonum verstorbenen Personen. Und wenn ich die spec. Gewichte solcher Gehirne tabellarisch zusammenordne, so stellt es sich heraus dass als allgemeine Erscheinung mit dieser Krankheit eine Senkung des spec. Gewichtes des Gehirnes verbunden ist. Es hat ein sehr ansehnlicher Teil der bei den Zahlen 1030 bis 1033 untergebrachten Fälle Beziehung auf Gehirne von Phthisici. Es scheint mir nicht leicht das Herabsinken des spec. Gewichtes bei Lungenschwindsucht zu erklären. Vielleicht giebt folgende Ueberlegung einen Schlüssel zur Lösung dieses Problemes ab. Es rührt von Sankey (citirt nach Ziehen) eine Mitteilung her, dass die weisse Substanz des Gehirnes ein etwas höheres specifisches Gewicht besitzt als die graue Masse. Auch Krause (citirt als oben) giebt in gleichem Sinne lautende Zahlen. Nun ist es zwar von allgemeiner Bekanntheit dass die Myeline eine Materie darstellt die dem allgemeinen Resorbtionsprozess bei Schwindsucht lange Widerstand leistet, aber es ist doch immerhin denkbar dass bei langdauernder Krankheit und starke allgemeine Abmagerung, doch auch schliesslich die fettige Substanz der Markscheiden angesprochen wurde. Dadurch wurde ein Gehirn entstehen das relativ arm war an weisser, und reich an grauer Substanz. Und wenn die Relation zwischen beiden Substanzen sich in dieser Weise ändert, muss natürlich auch das specifische Gewicht niedriger werden. Ob hierdurch die richtige Erklärung der Erscheinung gegeben ist, wünsche

ich nicht zu behaupten, ich betrachte es nur als einen Erklärungsversuch.

Die Regelmässigkeit der Kurve die sich aus der letztgegebenen Tabelle konstruïren lässt, giebt einen genügenden Grund ab für die generelle Behauptung dass das spec. Gewicht des menschlichen Gehirnes schwankt um den Wert 1034. Wenn man die krankhaften Gehirne ausnimmt, dann erreicht diese physische Eigenschaft nach meinen Untersuchungen beim Menschen den Wert 1040 nicht oder höchstens in sehr wenigen Fällen. Aus der von Ziehen gegebenen Zusammenstellung ersehe ich das manche Autoren ein höheres Maximalgewicht angeben als aus meinen Untersuchungen hervorging. Ob aber bei allen diesen Untersuchungen der Krankheit Rechnung getragen worden ist, ob pathologische Gehirne darunter Aufnahme gefunden haben, erscheint mir fragenswert. Denn selber habe ich auch einmal ein specifisches Gewicht von 1042 konstatirt, beim Gehirn eines Mädchens. Etwas überrascht durch dieses Ergebniss secirte ich das Object systematisch und fand sehr ausgedehnte tuberculöse Herde in den Hemisphären, und im Hirnstamm.

Ich möchte hier jetzt noch einige weitere Bemerkungen einschalten über den Einfluss von Gehirnkrankheiten auf das spec. Gewicht dieses Organes, wiewohl dieselbe mehr pathologisch anatomischer Art sind. Bei Dementia senilis wird das spec. Gewicht des Gehirnes niedriger. Ich war im Stande drei solcher Fälle zu untersuchen, und fand folgende Werte: 1029.3, 1030.4 und 1031.1. Die Erniedrigung scheint mithin bei dieser Krankheit nicht sehr gross zu sein. Erheblicher wird dieselbe bei Encephalomalacia denn bei den vier Gehirnen mit dieser krankhaften Abweichung fand ich die Werte 1026.5, 1027.3, 1029.3 und 1030 1. Ich werde im Laufe dieser Abhandlung noch anzeigen dass bei dieser Krankheit auch das Hirnvolum verringert.

Besonderer Erwähnung verdient ein Fall von hochgradiger Hydrocephalus internus bei einem Weibe von 58 Jahren. Denn das spec. Gewicht betrug hier 1033.3 Diesen Wert hatte ich kaum erwartet. Das Bestehen der Hydrocephalie war schon bei einfacher Betrachtung des Kopfes deutlich zu sehen, und wurde durch die Bestimmung der Kopfmassen bestätigt, (grösste Länge 223 m.m., grösste Breite 163 m.m. Umfang des Kopfes 605 m m.). Die Hirnmasse lag unmittelbar der Innenfläche des Schädels an, die Hemisphären hatten durch die enorme Erweiterung der Ventrikelhöhlen die Gestaltung von zwei dickwändigen Säcken. Ehe ich das absolute Gewicht bestimmte nahm ich die Vorsorge die beiden Ventrikel zu eröffnen und alle Liquor cerebro-spinalis abfliessen zu lassen. Für ein Weib und besonders für eine Holländerin — war das absolute Gewicht

ziemlich hoch zu nennen denn es betrug 1340 gr., und über den Entwicklungsgrad der Hydrocephalie kann man sich eine Vorstelling bilden, wenn ich mitteile dass nur 66 Prozent der Schädelhöhle durch Hirnmasse eingenommen war, während diese Relation bei Weibern zwischen 50 und 60 Jahren durchschnittlich 90 Prozent beträgt. Und doch war das specifische Gewicht des Gehirnes vollkommen normal. Es geht aus dieser Bestimmung hervor dass Hydrocephalie des Gehirnes nicht notwendig mit einem hydropischen Zustande der Gehirnmasse verknüpft zu sein braucht. Wäre dieses der Fall, dann musste das specifische Gewicht niedriger gewesen sein.

Der Vollständigkeit wegen möchte ich ehe ich die Besprechung der specifischen Gewichte abschliesse, kürzlich die bei bestimmten Krankheiten gefundenen Gewichte einschalten.

Bei Vitia cordis fand ich folgende Werte:

1030	.
1031	
1032	.
1033	.
1034	.
1035	. . . .
1036	. . . . .
1037	. .
1038	.

Man darf aus dieser Tabelle den Schluss ziehen dass bei Herzfehlern das spec. Gewicht des Gehirnes gesteigert ist. Diese Erscheinung findet vielleicht ihren Grund in einer Stauungshyperaemie, wodurch das Gehirn mit Blut überfüllt war.

Bei Phthisis pulmonum fand ich wie schon erwähnt ziemlich viel niedrige Werte wie aus untenstehender Tabelle ersichtlich.

1026	.
1030	. .
1031	. . . . .
1032	. . . . . .
1033	. . . . .
1034	. . . . (. .)
1035	. .
1336	. .

Die zwei bei 1034 zwischen Klammern angedeuteten Fälle haben Bezug auf Peritonitis tuberculosa.

Bei Pneumonia crouposa war weder eine Erhöhung noch eine Erniedrigung des spec. Gewichtes zu konstatiren.

Etwas Besonderes traf mich bei Gehirnen von an Carcinom ver-

storbenen Kranken. Und die auf diese Krankheit Beziehung habenden Fälle habe ich daher absichtlich nicht in der vorangehenden allgemeinen Tabelle aufgenommen. Ich gebe davon unten eine spezielle Tabelle.

1022	.
1024	. .
1025	. . .
1031	.
1033	.
1034	. . . .
1035	.
1037	.
1039	.

Vergleicht man diese Zahlen mit jenen der allgemeinen Tabelle dann fallen zwei Eigentümlichkeiten auf. Von den fünfzehn Gehirnen von Carcinomkranken, giebt es sechs mit einem specifischen Gewicht das niedriger ist als bei irgend welcher anderen Krankheit. Denn die Werte 1022 bis 1025 fand ich selbst nicht bei Encephalomalacie die doch auch das spec. Gewicht herabsetzt. Diese Gruppe steht gänzlich vereinzelt da, und unterscheidet sich nicht nur von den gefundenen Werten aller anderen Gehirne, sondern auch von einer zweiten Gruppe von Gehirnen die von Carcinomkranken herstammten und wobei das spec. Gewicht innerhalb der normalen Grenze variïrte. Diese zweite Gruppe ist merkwürdig durch die zweite Eigentümlichkeit auf die ich mit Bezug auf diese Gehirne hinweisen möchte. Wiewohl doch diese zweite Gruppe nur neun Fälle umfasst schwankt doch die Variabilität in den Werten des spec. Gewichtes schon zwischen 1031 und 1039. Es kommt hier somit ein Fall vor mit einem so hohen spec. Gewicht wie ich es bei den anderen Gehirnen nur einmal fand. Die Todesursache dieser Person war unbekannt. Offenbar übt somit das Carcinom auf das spec. Gewicht des Gehirnes einen sehr besonderen Einfluss aus, wobei besonders zu bemerken ist dass in gewissen Fällen dieses Gewicht ausserordentlich stark fällt. Ob dieses zurückzuführen ist auf eine Resorbtion der Myeline, oder auf einen sich einstellenden hydropischen Zustand des Gehirnes, oder auf beide Ursachen, mag dahingestellt bleiben. Es kam mir die Erscheinung merkwürdig genug vor um sie hier zu erwähnen.

Wir werden jetzt Einiges mitteilen über das absolute Hirngewicht der Holländer. Dazu gebe ich zunächst in untenstehender Tabelle eine Uebersicht der Gewichte von neunzig holländischen Männern. Ich habe dieselbe so gruppirt dass jede Gruppe eine Erhöhung des Gewichtes von fünfzig Grm umfasst.

Hirngewicht.	Zahl der Fälle.
1000—1049	2
1050—1099	0
1100—1149	4
1150—1199	6
1200—1249	9
1250—1299	5
1300—1349	14
1350—1399	22
1400—1449	9
1450—1499	6
1500—1549	7
1550—1599	2
1600—1649	2
1650—1699	1
1700—1749	0
1750—1799	1

Aus dieser Tabelle geht hervor dass eine relativ grosse Zahl von Individuen ein Hirngewicht besitzt zwischen 1300 und 1400, und zwar etwa 40 Prozent. Dreissig Prozent besitzen ein geringeres, und ebenfalls 30 Prozent ein höheres Gewicht. Das niedrigste von mir gefundene Gewicht betrug 1004 grm, bei einem dreissigjährigen an Pneumonia crouposa gestorbenen Feldarbeiter. Das höchste Gewicht betrug 1770 grm bei einem sechs und fünfzig jährigen Manne, an Tuberculosis pul.:onum gestorben. Letzteres Gewicht ist schon der Gruppe der sogenannten Maximal-Gewichte zuzurechnen, und dieses Gehirn war fast 100 grm schwerer als das daran vorangehende. Denn die drei Gehirne mit einem Gewicht zwischen 1600 und 1700 Grm wiesen folgende Zahlen auf: 1601, 1616, 1678. Das spec. Gewicht jenes sehr schweren Gehirnes betrug 1030, und makroskopisch war nichts an diesem Object wahrzunehmen, das auf einen pathologischen Zustand hindeutete. Von Hydrocephalus war nichts zu bemerken, der Schädel war zwar gross aber besass eine sehr regelmässige Gestalt (Länge 195 m.m., Breite 158 m.m., horizontale Umfang 568 m.m.). Auch die Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität war normal (92.8 Prozent) Doch ist das Vorkommen eines so schweren Gehirnes unter neunzig Objecten erwähnenswert, denn Marchand [1]) fand als obere Grenze von 493 Hirngewichte nur den Wert 1705 Grm.

Das mittlere Gewicht der neunzig von mir gewogenen Männerhirnen betrug gerade 1355 Gramm. Doch muss ich sofort bemerken dass dieser Wert nicht ohne weiteres als das normale mittlere Hirn-

[1]) F. Marchand. Ueber das Hirngewicht des Menschen. Abh. der math. phys. Cl. d. kon. Sächs. Ges. f. Wiss. 27er Bnd.

gewicht der männlichen Holländischen Bevölkerung gelten darf. Und zwar nicht aus dem Grunde dass von den neunzig männlichen Gehirnen nicht weniger als sieben und vierzig von Individuen stammten die älter als fünfzig Jahren waren. Und mit diesem Umstand muss Rechnung gehalten werden, da die senile Atrophie das Hirngewicht, wie wir später zeigen werden bisweilen um zehn Prozent verringert. Ich konnte nun diesen Einfluss beseitigen durch Ausschaltung jener sieben und vierzig Gehirne, und nur das mittlere Gewicht der übrigen geben, wie es z. B. auch von Marchand, Bischoff, u. a. getan ist. Doch werde ich darauf verzichten, und später nachdem wir das Relationsziffer zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität haben kennen gelernt, das mittlere Hirngewicht aus der Schädelcapacität berechnen.

Wenn ich die Daten, in obenstehender Tabelle enthalten, vergleiche mit den Ergebnissen welche Marchand bei seinem viel ausgiebigeren Material erhielt, dann giebt's bezüglich der höchsten Gewichten eine Uebereinstimmung, bezüglich der niedrigen Gewichten dagegen einen Unterschied zu verzeichnen. Die Anzahl der Individuen mit einem Hirngewicht zwischen 1600 und 1700 g. beträgt in meiner Tabelle drei oder vier Prozent. Unter den 503 Männerhirnen die durch Marchand gewogen sind besassen 16, das ist somit ebenfalls drei Prozent, ein solches Gewicht. In dieser Beziehung stimmt unseres Material somit überein. Ungünstiger sind die Verhältnisse bei den niedrigen Gewichten. Bei den neunzig Männerhirnen die ich gewogen habe fand ich 12 mit einem Gewicht unter 1200 g., das ist ungefähr 13 Prozent. Marchand dagegen fand ein solches Gewicht 23 Mal unter 503 Fällen, das ist somit nur 4.5%.

Von weiblichen Gehirnen konnte ich leider weniger untersuchen als von männlichen, und zwar im Ganzen fünfzig. Ich habe die gefundenen Gewichte in untenstehender Tabelle geordnet wie die Gewichte der Männerhirne in Gruppen mit einer Differenz von fünfzig Gramm.

Gewicht.	Fälle.
1000—1049	4
1050—1099	6
1100—1149	8
1150—1199	10
1200—1249	9
1250—1299	4
1300—1349	7
1350—1399	1
1400—1449	0
1450—1499	1

Zwar sind die Bestimmungen wenig zahlreich doch liefert uns obenstehende Tabelle wohl einen Ueberblick über die Schwankungsbreite im Hirngewicht der Holländerinnen. Das niedrigste Gewicht das ich unter den fünfzig Objecten angetroffen habe betrug gerade 1000 g. das höchste 1478 g. Bei der Besprechung der Männerhirne habe ich hinsichtlich der extremen Gewichte eine kurze Vergleichung angestellt zwischen meinem Material und dem von Marchand. Und ich habe dort gezeigt dass die Percentage an Maximal-Gewichte die gleiche war, dagegen mein Material viel reichhaltiger war an sehr niedrigen Gewichte. Gleiches gilt nun für die weiblichen Gehirne. Marchand hat 287 solcher Gehirne gewogen und fand dass nur in 14 Fällen ein Gewicht von 1100 g. nicht erreicht wurde, das ist ungefähr 6.6°/₀. Wie obenstehende Tabelle lehrt war solches bei nicht weniger als zehn meiner fünfzig Gehirne der Fall. Wie bei den Männern findet man auch bei den Weibern eine ziemlich grosse Zahl niedriger Hirngewichte. Obengenannter Autor fand daneben sechs Mal ein höheres Gewicht als 1450 g., mithin in ungefähr 2°/₀. Damit stimmt ziemlich gut überein dass ich bei den fünfzig Gehirnen einmal solch ein hohes Gewicht konstatiren konnte. Sowohl beim weiblichen als beim männlichen Geschlecht sind somit die hohen Gewichte gleich stark vergegenwärtigt, die niedrigen kommen dagegen bei den Holländern in grösserer Anzahl vor. Die Häufigkeit solcher niedrigen Gewichte verursacht ein Mittelgewicht für das Gehirn der Holländerin, das zu den niedrigsten der Bevölkerung von Europa gehört. Denn aus einer Berechnung geht hervor dass das durchschnittliche Gewicht meiner fünfzig weiblichen Gehirne 1187.6 g. beträgt. Wie aus der von Ziehen (l. c.) gegebenen zusammenfassenden Uebersicht hervorgeht kommt diese Zahl ziemlich nahe an denen der Engländer (Boyd: 1183 g.), Schotten (Hamilton: 1190 g.), und Deutsch-Österreicher (Meynert: 1157 g.). Ich muss jedoch bezüglich der oben von mir gegebenen Zahl zweierlei bemerken. Erstens dass mehr als die Hälfte der Individuen die fünfziger Jahren überschritten hat, und die senile Involution auch hier ihren deprimirenden Einfluss gelten lassen hat. Und statt des obengegebenen Mittelgewichtes werde ich später ein anderes geben, das aus der Capacität der Schädel berechnet ist. Zweitens muss ich darauf hinweisen dass das im hiesigen Institut eintreffende weibliche Material sich durch seine geringe Körperlänge auszeichnet, was daraus hervorgeht dass von den fünfzig weiblichen Leichen ein und dreissig die Länge von 155 cM. nicht erreichten. Ich komme später noch kurz auf die Frage der Beziehung zwischen Körperlänge und Hirngewicht zurück, schalte hier jedoch schon den Hinweis auf diesen Moment, zur

richtigen Beurteilung des oben gegebenen Mittelgewichtes, ein.

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der Frage, wie verhält sich das Hirnvolum zur Schädelcapacität. Diese Relation ist wechselnd, und man würde nicht einwandsfrei verfahren, wenn man einfach von einer grossen Menge Gehirne das mittlere Gewicht bestimmte, sodann von den zugehörigen Schädeln die mittlere Capacität, um schliesslich beide Werte mit einander zu vergleichen. Man würde in dieser Weise approximative Zahlen bekommen, und gerade auf eine sehr interessante Frage. nämlich den Einfluss der senilen Involution auf das Hirnvolum würde kein Licht geworfen. Und dass die Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität in höherem Alter eine andere sein muss als in die Jugend oder im mittleren Alter braucht wohl keiner speziellen Beweisführung. Denn in Folge der senilen Involution verringert sich die Masse des Gehirns. Aber wenn fängt dies an, welchen Grad erreicht diese Volumabnahme? Die Litteratur schweigt darüber bis jetzt. Zwar giebts schon mehrere Untersuchungen die sich mit dem Hirngewicht beschäftigen und die Erniedrigung davon im vorgerückten Alter beweisen, von welchen ins besondere die Abhandlung Marchand's nahmhaft zu machen ist, aber es ist ganz richtig was dieser Autor in seiner diesbezüglichen Abhandlung sagt: „Es fehlt „vorläufig noch an einer genauen Kenntniss des normalen Verhält„nisses zwischen Hirngewicht und Capacität." Diese Lücke in unserer Kenntniss ein wenig aus zu füllen werde ich in den nachfolgenden Zeilen versuchen.

Wie schon gesagt bestimmte ich das Hirnvolum in der gewöhnlichen Weise, durch Wägung der Objecten unter Wasser. Bei den Capacitätsbestimmungen der Schädel verfuhr ich nach meiner schon früher ausführlich mitgeteilten Methode. Ich kann hier vollstehen mit einer Verweisung nach den Inhalt dieser Abhandlung. Ich gebe nun zunächst für die allgemeine Uebersicht eine Tabelle welche die Ergebnisse meiner Relationsbestimmungen enthält ohne Rücksicht auf das Alter der Individuen, oder ihr Geschlecht. In dieser Tabelle sind nicht eingetragen solche Relationen die ich bei Gehirnkranken angetroffen habe, ich werde darüber noch in's besondere berichten.

Die prozentuarische Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität.

97	.
96	. . .
95	. . . .
94	. . . . .
93	. . . .
92	. . . .
91	. . . .
90	. . . .
89	. . . . .
88	. . . .
87	. . .
86	. . . .
85	. . . . . .
84	. . .
83	.
82	.
81	.

Diese Tabelle zeigt einen wenig regelmässigen Charakter, was kaum zu verwundern ist, da diese Ergebnisse sich auf Personen sehr verschiedenen Alters beziehen. Nur Eines kann daraus mit Bestimmtheit ersehen werden, nämlich die obere und die untere Grenze der Relation. Für die obere Grenze muss ich gestehen dass ich einen solchen Wert nicht a priori erwartet habe. Denn dass sieben und neunzig Prozent der Schädelhöhle durch Hirnmasse eingenommen werden kann, ist gewiss sehr merkwürdig, sei es dann auch dass solches nur ein einziges Mal bei 101 Individuen der Fall war. Diese sehr günstige Relation fand ich bei einem Mädchen von zwei und zwanzig Jahren mit dem niedrigen Hirngewicht von 1078 g. Man konnte somit geneigt sein darin den Ausdruck von etwas Pathologischen zu erblicken. Aber wenn man bemerkt dass in der Tabelle bei 96 Capacitätsprozenten schon drei Fälle verzeichnet sind, dann fällt jener einzelne Fall gar nicht aus dem Rahmen der normalen Verhältnisse. In Anschluss an diesem Falle möchte ich noch etwas bemerken. Das Gehirn dass eine so ausserordentlich günstige Relation zeigt, hat ein sehr niedriges absolutes Gewicht (das spec. Gewicht betrug 1034.3, war also normal). Nun kann ich daran zufügen dass im allgemeinen kleine Gehirne eine höhere Relationsziffer zeigen, als grosse Gehirne. Das kleinere Gehirn füllt den Schädel vollständiger aus als grossere Gehirne es zu tun pflegen. Meine Bestimmungen sind zur Zeit noch zu wenig zahlreich um diese Erscheinung in Zahlen zum Ausdruck zu bringen, doch weil ich diese Untersuchungen nicht mit dieser Mitteilung ab-

schliesse, hoffe ich später in der Gelegenheit zu sein, auf Grund eines mehr ausgiebigen Materiales diese Behauptung durch Zahlen begründen zu können. Das meist ungünstige Relationsverhältniss traf ich bei einem Manne von 91 Jahren, der älteste dessen Gehirn ich gewogen habe. Hier war nur 81.5 Procent des Schädelraums von Hirnmasse ausgefüllt. Zwar habe ich bei an Gehirnkrankheiten Gestorbenen noch ungünstigere Verhältnisse gefunden, aber wie schon gesagt ist diese Kategorie nicht in obenstehender Tabelle mit aufgenommen. Dass die oben erwähnte Senkung eine Folge ist der Volumabnahme des Gehirnes durch senile Involution liegt auf der Hand.

Obenstehende Tabelle gestattet nur eine allgemeine Uebersicht über die Grenzen zwischen welchen das Verhältniss des Hirnvolumens zum Schädelraum in den verschiedenen Altersstufen von 20 bis 90 Jahren schwankt. Dieselbe lehrt noch nichts über das normale Verhältniss welches besteht ehe die senile Involution angefangen hat. Um darüber kundig zu werden muss man notwendig die Individuen in verschiedenen ihrem Alter entsprechenden Gruppen einteilen und bei jeder dieser Gruppen das durchschnittliche Verhältniss bestimmen. Erwünscht ist es dabei männliche und weibliche Individuen von einander zu trennen, damit entschieden werden kann ob die Verringerung der Hirnmasse in Folge der senilen Athrophie bei beiden Geslechtern im gleichen Alter anfängt.

Ich war nun durch die noch immer geringe Anzahl von Bestimmungen die ich habe ausführen können genötigt, jede Gruppe ein Decennium umfassen zu lassen, und von den männlichen Individuen findet man nun zunächst die Auskünfte in nachfolgender Tabelle. Statt einfach die gefundenen Mittelwerte für jedes Decennium zu vermelden, gebe ich alle gefundenen Relationen, damit es besser hervorgehe dass die Senkung des Mittelwertes im Greisenalter, die Folge ist einer Erniedrigung sämmtlicher individuellen Relationsverhältnisse.

er.	Relation zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität. ♂	Mittelwert.
30 J.	94.—93.7.	93.9—
40 „	92.2—92.7—90.—94.—96.5—93.3.	93.1—
50 „	90.4—95.1—93.7—93.2—91.2—90.—93.5—94.6—95.2—92.—91.2—94 7—93 5—93.8.	93.—
60 „	92.8—90.6—89.2—92 8—94.—90 4—93 3—92.4—93 4—93.1—92.9—93.2—90.8—92.	92.2—
70 „	8.84—93.8—92.2—90.8—90.1—88.7—91.5—90.9—90.3—89.—87.—87.7.—91.9.—88.1.—89.6	90.—
80 „	90.—85.2—87.—85.7—88.—86 3—89.4—86.8—90.	87.6—
90 „	84.1—86.—88.4—85.7.	86.—
	81.5.	

Diese Tabelle ist sehr lehrreich. Vergleicht man die Mittelwerte die für jedes Decennium gegeben sind, so konstatirt man dass im dritten Decennium (Gehirne aus dem zweiten oder ersten Decennium standen mir nicht zur Verfügung), die günstigste Relation zwischen

Hirnmasse und Schädelcapacität besteht, nämlich 93.9%, und dass schon in den beiden erstfolgenden Jahrzehnten eine Erniedrigung der Hirnmasse zu konstatiren ist. Doch darf man auf diese Erscheinung kaum Wert legen. Aus dem dritten Decennium doch sind nur zwei Gehirne gewogen sodass dieser Mittelwert wenig beweiskräftig ist, besonders nicht wenn man bemerkt dass die Mittelwerte des vierten und fünften Decennium 93.1 und 93 betragen, also noch gleich sind. Auch die Schwankungsgrenzen entläufen einander nicht viel, im vierten Decennium fand ich als niedrigsten Wert 90% als höchsten 96.5, im fünften als niedrigsten ebenfalls 90% als höchsten 95.2. Die Entscheidung ob nicht schon eine Senkung der Relation im fünften Decennium besteht muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, dazu reicht mein Material nicht aus. Was sich jedoch aus meinen Bestimmungen wohl schliessen lässt, ist dass bis zum fünfzigsten Lebensjahre die Hirnmasse beim Manne durchschnittlich 93 Prozent der Schädelhöhle ausfüllt.

Mit dem sechsten Decennium fängt eine Senkung an. Dies folgt schon aus dem Mittelwert 92.2 Prozent, aber auch daraus, dass die Schwankungsgrenzen, sowohl die obere als die untere niedriger geworden sind. Als untere Grenze fand ich in diesem Decennium 89.2% während die obere Grenze nur bis 94% reichte, welches Ziffer nur ein einziges Mal erreicht wurde. Das geringe prozentuarische Verhältniss ist hier somit wohl die Folge einer Verschiebung der ganzen Gruppe. Wir können somit mit Sicherheit behaupten dass im sechsten Decennium eine Abnahme der Hirnmasse und folglich des Hirngewichtes beim Manne in Folge seniler Atrophie eintritt. Und wiewohl ich nicht behaupten möchte dass es nicht Individuen giebt, bei denen dieser Vorgang sich erst später einstellt, so ist doch aus unserer Tabelle schon zu schliessen, dass solche Fälle doch als Ausnahmefälle zu verzeichnen sein mussen. Denn man achte darauf dass aus dem fünften Decennium und aus dem sechsten jedes Mal vierzehn Gehirne zur Untersuchung gelangt sind und das bei dem ersteren die vier höchsten Relationen folgende waren: 95.2, 95.1, 94.7, 94.6 während die übereinstimmende Werte im folgenden (sechsten) Decennium waren: 94, 93.4, 93.3, 93.2. Dieses weist wohl darauf hin dass die Verringerung der Hirnmasse in diesem Decennium eine allgemeine Erscheinung ist. Und dies wird bestätigt durch eine Vergleichung der vier niedrigsten Werten in beiden Decennien. Im fünften betragen diese 90, 90.4, zweimal 91.2, im sechsten 89.2, 90.4, 90.6 und 90.8.

Meine Bestimmungen sind natürlich noch nicht zahlreich genug um den Grad der Verkleinerung des Gehirns im sechsten Decennium schon genau kennen zu lernen. Vorläufig kann derselbe durchschnittlich auf 1 Prozent geschätzt werden.

Ansehnlicher wird die Senkung im jetzt folgenden, siebenten Decennium, da jetzt die Hirnmasse durchschnittlich nur 90 Procent der Schädelhöhle ausfüllt. Die Schwankungsgrenzen haben sich beide verschoben. Als untere Grenze fand ich das Relationsziffer 87, die obere Grenze erreicht noch den Wert 93.8. Dieser ist ziemlich hoch, doch muss ich bemerken dass es sich hier wohl um einen Ausnahmefall handelt, denn das nächsthöchste Relationsziffer war 92.2. So weit meine Zahlen eine Schätzung erstatten um wie viel sich das Gehirn in siebenten Decennium verkleinert, möchte ich es vielleicht auf zwei Procent stellen.

Deutlich ist in unserer Tabelle das Fortschreiten des Prozesses im achten Decennium zu verfolgen. Als Mittelwert wurde hier 87.6°/₀ berechnet, und als meist günstige Verhältnisse fand ich hier zweimal die Ziffern 90.—, also die gleichen Verhältnisse die ich vor den fünfziger Jahren als die meist ungünstigen fand. Als niedrigste Zahlen fand ich hier zweimal 85 Prozent. In diesem Decennium scheint deshalb die Hirnmasse noch etwa zwei und ein halb Prozent ab zu nehmen.

Die Verkleinerung schreitet offenbar im neunten Decennium noch fort, denn als höchsten Wert fand ich hier 88.4 Prozent, als niedrigsten 84.1 Prozent und als Mittelwert 86 Prozent. Die Verringerung beträgt in diesem hohen Alter somit noch ungefähr anderthalb Volumprozenten.

Schliesslich sei noch der Vollständigheit wegen auf das niedrige Relationsziffer — 81.5 — bei einem ein-und-neunzigjährigen Greis hingewiesen. Damit wird wohl die äusserste Grenze erreicht sein.

Fassen wir die Ergebnisse unserer Untersuchung kurz zusammen dann hat sich gezeigt dass vor dem fünfzigsten Jahre das Gehirn bei Männern durchschnittlich 93 Prozent der Schädelhöhle ausfüllt, dass im sechsten Decennium die Involution anfängt, und dass im neunten Decennium die Relation zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität bis auf ungefähr 86 Raumprozenten gesunken ist. Es geht hieraus also hervor eine Verringerung des Hirnvolumens in Folge der senilen Involution von ungefähr sieben Prozent.

Vergleicht man den Involutionsgrad des Gehirnes mit jenem anderer Organen oder Organsystemen, dann scheint das Central-Nervensystem der senilen Atrophie gegenüber unter sehr günstigen Bedingungen zu verkehren. Denn es verlieren Muskel- und Skelettsystem z. B. ebenso wie die grossen Körperdrüsen gewiss mehr als sieben Prozent ihres Gewichtes bei vorrückendem Alter.

Wir gehen jetzt dazu über die Beziehung zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität für das weibliche Geschlecht dar zu legen. Bis jetzt verfüge ich leider nur über eine geringe Anzahl solcher

Bestimmungen, die jedoch schon schliessen lassen dass in dieser Hinsicht kein grosser Unterschied zwischen beiden Geschlechtern besteht.

In untenstehender Tabelle sind die Ergebnisse gruppenweise zusammengestellt, jede Gruppe umfasst wieder ein Decennium.

Alter.	Relation zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität ♀	Mittelzahl.
10—20 J.	96.4	
20—30 J.	93.1—95.6—91.8—95.—97.1—	94.5
30—40 J.	92.—96.2—93.4—	93.8
40—50 J.	90.—93.5—92.—	91.8
50—60 J.	90.3—90.9—90.7—93.8—91.8—90.1—	91.2
60—70 J.	85.3—89.9—90.8—88.9—82.9—88.7—	87.7
70—80 J.	88.2—88.7—86.5—88.8—90.2—88.7—82.7—	87.6
80—90 J.	84.9.	

Es ist diese Tabelle nur von Belang in so weit daraus hervorgeht dass die Relation zwischen Hirnvolum und Schädelcapacität beim Weibe, so lange noch nicht die senile Atrophie ihren Einfluss auszuüben angefangen hat, die gleiche zu sein scheint als beim Manne. Denn beim Manne fand ich im dritten und vierten Decennium 93.9 resp. 93.1% beim Weibe 94.5 resp. 93.8%. Dem Umstand dass beim letztgenannten Geschlecht etwas günstigere Verhältnisse bestehen, ist kein besonderer Wert bei zu legen, wiewohl diese Erscheinung doch stimmt mit der Bemerkung die ich oben schon gemacht habe, dass im allgemeinen bei leichten Gehirnen die Relation günstiger ist als bei schweren.

Auch aus dieser Tabelle ist der Einfluss der Involution des Gehirnes abzulesen. In welchem Decennium dieselbe schon anfangt, ob früher oder im gleichen Alter wie beim männlichen Geschlecht, muss der geringen Anzahl der Bestimmungen wegen dahingestellt bleiben. Nur darauf sei noch hingewiesen dass Relationszahlen, niedriger als neunzig, beim Weibe erst im siebenten Decennium auftreten, wiewohl die Häufigkeit der Relation neunzig im sechsten Decennium vermuten lässt, dass bei einem mehr umfangreichen Material auch in diesem Alter schon ungünstigere Verhältnisse gefunden werden sollen. Weiter fand ich im neunten Decennium für beide Geschlechter gerade die gleiche Mittelzahl, nämlich: 87.6. Vergleicht man diese Ziffer mit den im dritten und vierten Decennium gefundenen Verhältnissen 94.5. und 93.8 dann kommt man zum Schlusse dass die Verringerung des weiblichen Gehirnes in Folge der senilen Atrophie, einen gleichen Grad zu erreichen scheint als beim Manne und zwar ungefähr sieben Prozent.

Nachdem ich im Obenstehenden die Erscheinungen an normalen Gehirnen verfolgt habe, teile ich jetzt noch Einiges mit über Verhältnisse die ich bei pathologischen Gehirnen angetroffen habe. Zunächst sei erwähnt dass ich bei einem Gehirn mit reichlichem Bluterguss in einem Seitenventrikel eine Relation fand von 97 Prozent. Dieses Gehirn stammte von einer Person aus dem sechsten Decennium. Es kommt hier somit deutlich die Volumzunahme in Folge des Blutergusses zum Ausdruck. Dieses ist jedoch der einzige Fall dieser Art den ich beobachten konnte

Als ganz vereinzelt muss der Fall von Hydrocephalus internus genannt werden, der oben schon kurz erwähnt worden ist, und den ich bei einem im sechsten Decennium gestorbenen Weibe gefunden habe. Hier doch war nur sechs und sechsig Prozent des Schädelraums von Gehirnmasse eingenommen.

Eine geringere oder grössere Verkleinerung des Gehirnes ist durch die von mir gefolgte Methode ebenso zu zeigen bei Dementia senilis und Encephalomalacie, wie aus der folgenden kurzen Uebersicht hervorgeht.

Aus dem sechsten Decennium verfüge ich über vier solcher Fälle und fand dabei in abgerundeten Ziffern einmal eine Relation von 87%, einmal eine solche von 86% und zweimal ein Verhältniss von 85%.

Aus dem siebenten Decennium standen mir drei Fälle zum Gebote, und ich fand dabei die Relationen 84, 80 und 75. Dreimal schliesslich konnte ich solche Gehirne von im achten Decennium gestorbenen Personen untersuchen und fand dabei die Relationen 83, 81 und 79. Wie man bemerkt sind diese Krankheiten immer mit einer Abnahme der Gehirnmasse verknüpft.

Deutlicher vielleicht als in den obengegebenen Ziffern kommt die Volumabnahme des Gehirnes in Folge von seniler Atrophie oder pathologischen Prozessen zum Ausdruck in nebenstehender Tabelle. Die normalen Fälle sind dabei durch einen Punkt, die pathologischen durch ein Kreuzchen angegeben. Da meine Ergebnisse nicht auf einen Unterschied schliessen lassen zwischen beiden Geschlechtern ist damit in nebenstehender Tabelle keine Rechnung gehalten.

Bei der Besprechung des absoluten Gewichtes des Gehirnes bei den Holländern, habe ich darauf hingewiesen dass den bei beiden Geslechtern gefundenen Mittelzahlen kein grosser Wert bei zu legen ist, da es eine so grosse Zahl Greisen unter meinem Material gab. Die untenstehende Tabelle giebt eine Uebersicht darüber, fast die Hälfte war älter als sechzig Jahren. Die früher gegebenen Zahlen erheischen somit eine Rectifizirung, und wir haben in dem Vorangehenden die Tatsachen kennen gelernt, die uns in Stande

%	20/30 Jahren	30/40 Jahren	40/50 Jahren	50/60 Jahren	60/70 Jahren	70/80 Jahren	80/90 Jahren	90/100 Jahren
97	.			+				
96		..						
95	..		..					
94	.	.	..	.				
93	..	..	......	......	.			
92		...	..	...	.			
91	.		..	..	..			
90		.	...	....	.....	..		
89				.	...	.		
88					.....	.....	.	
87				+	..	.		
86				+		...	.	
85				++	.	..	.	
84					+	.	..	
83					.	+		
82						.		
81						+		.
80					+			
79						+		
75					+			
66				+				

setzen die normalen Gewichtsverhältnisse zu bestimmen längs indirektem Wege, und zwar aus der Schädelcapacität. Vor dem sechsten Decennium, also vor der Periode des Lebens worin der Einfluss der senilen Atrophie deutlich nachweisbar ist, nimmt das Gehirn durchschnittlich drei und neunzig Prozent des Schädelraums ein. Wenn somit von einer grösseren oder kleineren Zahl von Schädeln, die mittlere Capacität bekannt ist, so kann man durch Multiplicirung mit dem Factor $^{93}/_{100}$ daraus das durchschnittliche Hirnvolum berechnen. Weiter haben wir gezeigt dass das mittlere spezifische Gewicht des Gehirnes 1034 beträgt, und dadurch ist es leicht mittelst einer einfachen Berechnung das Hirngewicht kennen zu lernen.

Diesen Gedankengang folgend habe ich von meinen Schädeln die durchschnittliche Capacität und daraus das Hirngewicht berechnet, und fand nun Folgendes. Sämtliche Schädel von den männlichen Individuen besassen eine mittlere Capacität von gerade 1455 c.c.m. Das mittlere Hirnvolum muss also 1353.15 c.c.m. betragen haben. Durch Multiplizierung mit 1.034 bekommt man ein mittleres Gewicht von 1399.002 g. Es geht somit aus dieser Berechnung

hervor *dass das mittlere Gewicht des Gehirnes vom männlichen Holländer*, wenn man pathologische Factoren und den Einfluss der senilen Atrophie ausschaltet, *1400 Gram beträgt.*

Für das weibliche Geschlecht fand ich Folgendes Die mittlere Schädelcapacität betrug 1273 c.c.m., das mittlere Hirnvolumen somit 1182.47 und daraus folgt dass *das mittlere Gewicht des Gehirnes der Holländerin 1222.7 Gramm* oder in runden Ziffern 1225 Gramm beträgt. Man kann natürlich die oben genannten Zahlen durch eine direkte Berechnnng kennen lernen, denn aus einer einfachen Berechnung geht hervor dass *wenn einmal die Capacität eines Schädels bekannt ist, man zur Kenntniss des Gewichtes des Gehirnes kommt durch eine einfache Multiplicirung mit* $^{96}/_{100}$ (1 × 0.93 × 1.034).

Zum Schlusse wünsche ich noch einige Bemerkungen zu machen über die Beziehung zwischen Hirngewicht und Körperlänge. Es ist doch unzweifelhaft dass zwischen beiden eine Relation besteht in dem Sinne dass im allgemeinen das Hirngewicht steigt mit zunehmender Körperlänge. Zwar ist diese Zunahme nicht eine regelmässige wie z.B. schon aus den umfangreichen Wahrnehmungen von Marchand folgt, aber doch tritt, wenn man die Individuen grup-

Körperlänge in Centimeter.	145—150	150.1—155	155.1—160	160.1—165	165.1—170	170.1—175	175.1—180	180.1—185	185.1—190
	1237	1283	1348	1330	1370	1450	1584	1432	1500
		1432	1004	1550	1434	1100	1503	1678	
		1130	1520	1347	1492	1360	1346	1367	
			1330	1301	1430	1530	1371		
			1231	1194	1496	1265	1770		
			1213	1259	1390	1256	1114		
			1363	1447	1470	1363	1545		
			1236	1329	1363	1601	1344		
			1037	1438	1408	1251	1481		
			1200	1163	1467	1484	1375		
				1568	1415	1170			
				1140	1382	1219			
				1179	1376	1355			
				1204	1375	1182			
				1245	1393				
				1375	1342				
				1239	1354				
				1308	1520				
					1377				
					1328				
					1617				
Durchschnittszahl.	1247	1281	1248	1301	1419	1327	1442	1492	1500

penweise zusammenstellt, sehr deutlich eine Vergrösserung des Gehirnes mit zunehmender Körperlänge zu Tage.

Um dieses zu zeigen gebe ich erst eine Tabelle, worin die gefundenen absoluten Gewichte von 81 Männerhirne mitgeteilt sind, und dieselbe so gruppirt sind, dass jede Gruppe Individuen von etwa gleicher Körperlänge umfasst.

Aus dieser Tabelle geht hervor dass die mittlere Körperlänge der Personen deren Gehirn ich zu wägen im Stande war, zwischen 165 und 170 c.m. gelagert ist. Die geringste Körperlänge die ich angetroffen habe betrug 147 c.m., die grösste 186.5 c.m. Vergleicht man nun die Mittelzahlen die am Fusse der Tabelle mitgeteilt sind, so erseht man dass zwar im Allgemeinen mit zunehmender Länge das Hirngewicht steigt aber von einer bestimmten Regelmass nicht die Rede sein kann. Aber es war auch kaum zu erwarten dass schon bei so wenigen Fällen eine solche Regelmass herauskommen sollte. Dennoch geht aus dieser Tabelle genügend hervor, dass das mittlere Hirngewicht mit der Körperlänge steigt, und am deutlichsten tritt solches hervor wenn man sämmtliche Individuen in drei Gruppen zerteilt und zwar in: kurze Personen mit einer Körperlänge von 145—160 c.m., mittellange von 160—175 c.m. und lange von 175—190 c.m. Berechnet man dann das mittlere Hirngewicht bei jeder dieser Gruppen so bekommt man folgende Zahlen, für die „kurzen" Personen 1255 g. für die „mittellangen" 1349 g. und für die „langen" 1456 g. Es scheint somit ziemlich regelmässig das Hirngewicht mit 100 g. pro 15 c.m. Körperlänge zuzunehmen.

Es kann noch in anderer Weise die Zunahme des Hirngewichtes mit der Körperlänge gezeigt werden. Als durchschnittliches Gewicht sämmtlicher Männerhirne fanden wir 1355 g. und man kann sich die Frage vorlegen, wie verhalten sich in jeder Gruppe die individuellen Gewichte hinsichtlich dieses mittleren Gewichtes, wie viele erreichen dasselbe nicht, wie viele überschreiten es. Darüber unterrichtet untenstehende Tabelle, das Zeichen + vor den Ziffern bedeutet höher als, das Zeichen — weniger als das mittlere Gewicht.

Diese Tabelle braucht nur wenig Erklärung. Es giebt „kurze"

Körperlänge in Centimet.	145 bis 150	150.1—155	155.1—160	160.1—165	165.1—170	170.1—175	175.1—180	180.1—185	185.1—190
	— 1	— 2 + 1	— 8 + 2	— 14 + 4	— 3 + 18	— 7 + 7	— 3 + 7	+ 3	+ 1
	kurze Personen — 11 + 3			mittellange Personen — 21 + 29			lange Personen — 3 + 11		

Personen mit einem Hirngewicht das das mittlere übertrifft, aber nicht unansehnlich grösser ist die Zahl derjenigen welche dasselbe nicht erreichen. Bei „mittellangen" Personen giebt es nahezu gleich viele Personen mit einem höheren als solche mit einem niedrigeren Gewicht, und schliesslich ist die Zahl der „langen" Personen die das durchschnittliche Gewicht nicht erreichen gering, solche die es übertriffen gross.

Eine weitere Frage die man sich in Bezug auf die Beziehung zwischen Hirngewicht und Körperlänge zu beantworten vorlegen kann ist diese: wie verhält sich in jedem einzelnen Fall das Hirngewicht zur Körperlänge, in welcher Relation stehen beide Grössen zu einander, wie viel Gramm Hirngewicht kommt auf jeden Centimeter Körperlänge, ändert sich diese Relation oder ist sie für jede Körpergrösse dieselbe Diese Frage findet in untenstehender Tabelle Beantwortung.

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht schwankt das relative Hirn-

Körperlänge in Centimeter.	145—150	150.1—155	155.1—160	160.1—165	165.1—170	170.1—175	175.1—180	180.1—185	185.1—190
Relation zwischen Hirngewicht und Körperlänge.	8.4	7.4	7.7	8.	8.	6.7	8.4	7.8	8.
		9.6	6.4	7.5	8.1	7.1	7.7	8.	
		6.4	7.7	8.5	9.1	7 8	7.5	8.4	
			8.5	7.7	7.9	6.6	10.		
			7.7	7.4	7.8	8 5	7.7		
			8.5	7.3	9.3	7.2	7.4		
			9.5	7.	8.2	7.8	8.5		
			8.4	7.6	8.	8.8	9.5		
			8 3	9.5	8.3	6 4	8.9		
			8.1	7.1	8.1	7.3	7 8		
				8.6	8.4	7 4			
				8.3	8.7	7.8			
				8.8	9.	6.4			
				7.6	8.3	8.4			
				7.2	8.2				
				8.2	8.8				
				8.3	8.3				
				8 2	8.5				
					8.8				
					8.7				
					8.1				
Durchschnittszahl.	8.4	7.9	8.	7.9	8 4	7.4	8.3	8.1	8.

gewicht ziemlich stark. Als ungünstigste Beziehung fand ich 6.4 Gramm Hirnmasse pro Centimeter Körperlänge, als günstigste Rela-

tion 10 Gramm Hirnmasse. Von einer gesetzmässigen Aenderung dieser Relation mit wechselnder Körperlänge ist in unserer Tabelle nichts zu sehen. Berechne ich aus allen Fällen das durchschnittliche Relationsziffer dann erhalte ich gerade 8 Gramm Hirnmasse pro Centimeter Körperlänge, und in jeder Spalte der obenstehenden Tabelle trifft man günstigere und ungünstigere Beziehungen. Nimmt man letztgenannte Beziehung als die normale an. dann giebt es kleine Leute mit einem Deficit oder Surplus an Hirnmasse ebensogut als grosse.

Doch tritt in obenstehender Tabelle eine Besonderheit zum Vorschein, auf die ich hier kurz hinweisen möchte, da sie meiner Meinung nach nicht ganz bedeutungslos ist. Aus unserer Tabelle geht hervor dass die mittlere Körperlänge holländischer Männer 165.1 bis 170 Centimeter beträgt. Und nun ist es gewiss sehr bemerkenswert dass gerade bei dieser Körpergrösse das relative Hirngewicht viel weniger schwankt als bei den anderen Gruppen und weiter dass ebenfalls bei dieser Gruppe das relative Hirngewicht so günstig ist. Letzteres geht aus der hohem Relations ziffer 8.4 hervor, und ersteres wird durch untenstehende Tabelle bewiesen.

Die erste Spalte giebt die verschiedenen Personengruppen ihrer Körperlänge nach geordnet, die zweite Spalte enthält für jede Gruppe die günstigste Relationsziffer, die dritte Spalte die ungünstigste. Die vierte Spalte die Differenz zwischen beiden extremen Fällen.

Körperlänge in Centimer	Relationsziffer		Unterschied
	Maximal	Minimal	
150—155	9.6	6.4	3.2
155—160	9.5	6.4	3.1
160—165	9.5	7.	2.5
165—170	9.3	7.8	1.5
170—175	8.8	6.4	2.4
175—180	10.	7.4	2.6

Es kommt nun die merkwürdige Tatsache heraus, dass die Schwankungsgrenzen des relativen Hirngewichtes desto weiter aus einander liegen je mehr die Personengruppe von der mittleren Körperlänge abweicht. Am meisten eingeschränkt ist das Schwankungsgebiet bei den Personen mit mittlerer Körperlänge. Und man hat doch kaum das Recht hier an ein Zufall zu denken. Denn es ist doch sehr merk-

würdig dass bei 21 Personen von mittlerer Körperlänge (165—170 c.M.) das relative Hirngewicht nur um 1.5 Gr. pro Centimeter Körperlänge variirt, während es bei nur drei sehr kurzen Personen (150—155) schon eine Differenz von 3.2 aufweist. Der letztgegebenen Tabelle gegenüber muss doch die Frage von selbst auftauchen; bringt uns diese Tabelle nicht eine Erscheinung von correlativer Variabilität, in dem Sinne, dass bei der Entstehung einer mittleren, das ist normalen Körperlänge, die Proportionen am meisten konstant sind. Es ist bekannt dass bei kurzen oder all zu langen Personen gewöhnlich die Proportionen in den Unterteilen des Körpers unregelmässig sind, einen regelmässigen Wuchs trifft man am meisten bei Personen mit normaler Körpergrösse. Und es steht nun auch die oben zum Vorschein getretene Erscheinung damit in Einklang. Auch für das relative Hirngewicht ist die Variabilität geringer, die Proportion am meisten konstant bei Personen mit mittlerer Körperlänge. Diese Erscheinung scheint mir für die allgemeine Proportionslehre sehr wichtig zu sein, und verdient gewiss eine Nachprüfung an einem mehr umfangreichen Material, als das welches mir zur Verfügung stand.

Zum Schlusse folgen die Angaben über die Relation zwischen Hirngewicht und Körperlänge beim weiblichen Geschlecht. Darüber unterrichtet zunächst untenstehende Tabelle, worin die Personen wieder gruppenweise auf Grund ihrer Körperlänge angeordnet sind.

Körperlänge in Centimeter	140—145	145.1—150	150.1—155	155.1—160	160.1—165	165.1—170	170.1—175
	1091	1224	1273	1000	1345	1345	1064
	1118	1086	1032	1241	1091		
		1021	1057	1252	1340		
		1121	1156	1208	1274		
		1205	1180	1478	1169		
		1163	1252	1388	1310		
		1111	1194	1167			
		1161	1360				
		1079	1104				
		1324	1219				
		1112	1243				
		1162					
Mittelzahl	1104	1146	1184	1240	1254	1345	1064

Im Ganzen umfasst diese Tabelle die Befunden bei vierzig Personen. Am zahlreichsten vergegenwärtigt ist die Gruppe von Personen mit einer Körperlänge die zwischen 145.1—150 c.m. wechselt.

Man erseht hieraus dass die weiblichen Personen deren Gehirne ich zu wägen im Stande war, durchschnittlich von geringer Körpergrösse waren. Und diesem Umstand muss Rechnung getragen werden bei der Beurteilung des mittleren weiblichen Hirngewichtes das oben mitgeteilt ist und das 1189.2 gr. betrug. Marchand erlangt für die weibliche Bevölkerung von Hessen ein mittleres Hirngewicht von 1252 g., aber mann muss dabei in's Auge fassen dass die Personen welche das Marchand'sche Material zusammensetzten, durchschnittlich viel länger waren, als die Holländerinnen. Denn eine Kurve von der Korperlänge der durch den genannten Autor auf ihr Hirngewicht untersuchten Personen, würde ihre Spitze bei ungefähr 156 c.m. haben. Ich mache besonders auf diesen Umstand aufmerksam, weil doch einer Vergleichung von Hirngewichten verschiedener Nationen wenig Wert bei zu legen ist. wenn daneben die Angaben über Körpergrösse fehlen. Es besteht doch eine Relation zwischen Körperlänge und Hirngewicht. Darüber lassen die beiden von mir gegebenen Tabellen keinen Zweifel übrig, und obgleich nun auch für jede Körpergrösse das Hirngewicht ziemlich ausgiebige Schwankungen aufweist, dadurch wird das Bestehen dieser Korrelation nicht vernichtet.

Dass wirklich auch beim weiblichen Geslecht mit zunehmender Körpergrösse das Hirngewicht steigt ist sofort aus obenstehender Tabelle abzulesen und wird weiter noch durch untenstehende bestätigt, worin wieder für jede Gruppe mitgeteilt ist, wie viele Personen das mittlere Hirngewicht nicht besassen (—) und wie viele es überschritten hatten (+). Die Körperlänge ist in Centimeter ausgedrückt.

140 - 145	145.1— 150	150.1— 155	155.1— 160	160.1— 165	165.1— 170	170.1— 175
— 2	— 9 + 3	— 9 + 6	— 2 + 5	— 2 + 4	+ 1	— 1

Wir haben oben mitgeteilt dass durchschnittlich beim Manne 8 Gramm Hirnmasse pro Centimeter Körperlänge gefunden wird. Aus einer Berechnung nun für das weibliche Geschlecht geht hervor dass diese Relation bei diesem Geschlecht eine andere ist. Ich fand hier nämlich durchschnittlich 7.4 Gräm Hirnmasse pro Centimeter Körperlänge. Es besteht somit in dieser Beziehung beim Weibe eine andere, und zwar, weniger günstige Proportion.

ON AN UNCOMMON FORM OF MUSCULUS STERNALIS,

BY

L. HANNEMA,

assistent at the anatomical Institute of the University Amsterdam.

(With 1 Figure.)

The following essay was written on the occasion of a Musculus Sternalis having been found in the dissectingroom of the anatomical Institute of the University of Amsterdam, distinguishing itself by several peculiarities from the ordinary appearance of this muscle.

When I beheld this object for the first time the nerves were already partly lost, only one branch being left; therefore it would be very difficult to form any opinion as to its morphological worth, the muscle itself not showing in our case such appearances, that these were sufficient to form a distinct opinion about the genesis. Both by origin and adherence, the muscle showed itself in this preparation such, that it is not doubtful, to my belief, which of the opinions about the morphological worth of the Sternalis are strengthened by it.

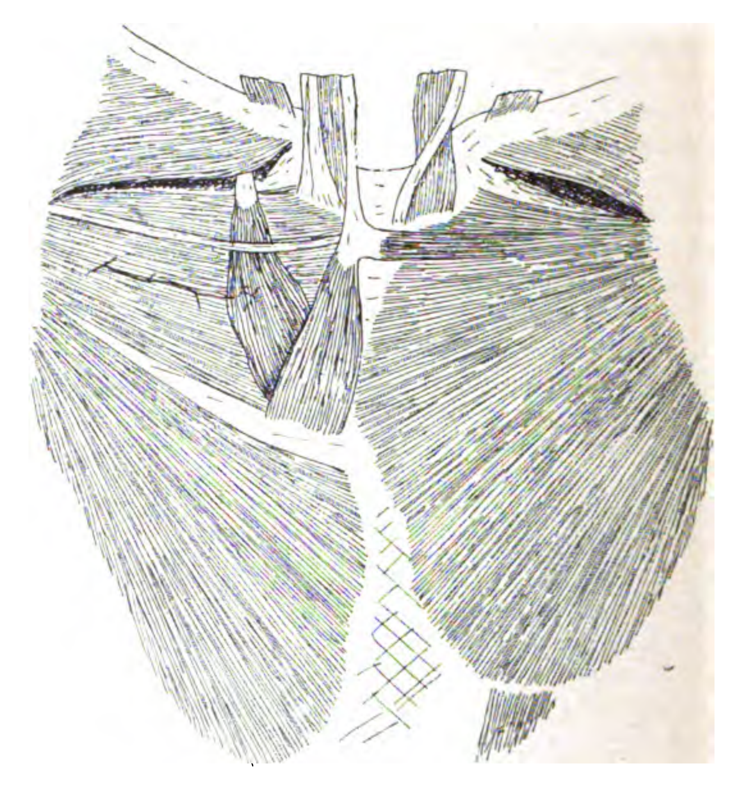
The muscle was found on the body of a middle-aged man. Immediately already an asymmetry in both M. pectorales maiores struck me. The clavicular portion of the right is developed more strongly than that of the left. On both sides there is a space between clavicular and sterno-costal part of the Pectoralis, which space however is to the left broader and more distinct than to the right. The sterno-costal portions reach on both sides to the 6th rib. As to the M. sternalis itself, this is present only on the right side and consists of two portions, distinguishing themselves very clearly from each other by their lying in different layers and by their different course. There are a median and a lateral portion. The median portion lies more superficially, and takes its origin from the cartilage of the third rib. It covers with its origin that of the lateral part. However, both parts af the muscle don't cohere even at their origin; when the superficial part is lifted up, it becomes clear that they have not grown together.

The median portion consists of a flat, but rather thick mass of

muscle. The axis takes its course in a cranial direction. In the broader part the median edge touches the line of origin of the left Pectoralis maior. Half-way the Manubrium sterni the muscle passes into the flat, but strong tendon. It coheres with a solid tendon, that is found on the median edge of the right M. sterno-cleido-mastoideus. There, where the tendon of the median Sternalis begins, a rather broad, flat bundle of the left M. pectoralis maior takes its origin.

So this median part of the muscle does offer few particularities; it is a form, so common and so many times described, that it would not justify a separate description.

More interesting however is the second part. This is lying more laterally and belongs to a deeper layer than the median one, which is proved both by origin and adherence. It takes its origin from the cartilage of the second and third rib. The whole plane of origin of the lateral M. sternalis is covered by that of the median one. The muscle has an oblong form like the median part, it consists of a flat mass,



and takes its course in a cranial and lateral direction over the Pectoralis. The tendon begins off the first rib, penetrates into the space

between the clavicular and the sterno-costal portion of the Pectoralis, and takes its adherence on the clavicle at a little distance of the sterno-clavicular articulation. This portion does not cohere any more with the M. pectoralis maior than the median portion. A very interesting appearance showed itself in the topographical relation between M. pectoralis maior and M. sternalis. Where the clavicular and the sterno-costal portions of the Pectoralis maior touch each other, a narrow bundle is found, passing superficially and independently over the Pectoralis in a median direction, crossing the lateral M. sternalis and takiug its adherence on the underside of the median Sternalis at the spot, where this muscle coheres with the tendon of the M. sterno-cleido-mastoideus.

Finally it may be remarked, that the right Pectoralis maior shows a hiatus, as the muscle did not take its origin from the third rib. The origin of the sterno-costal portion of the Pectoralis maior is therefore broken off and consisting of two pieces. The first goes from the first rib to that place, where the two Sternalis muscles take their origin from the third rib; the second begins at some distance under this rib. It seems to me, that this hiatus refers to the appearance of the M. sternales.

Putting together the particularities of this object, they are the following: the appearance of two completely separated M. sternales, lying on one side and in different layers; the adherence of one of these muscles to the edge of the clavicle, so that this muscle pierces indeed the M. pectoralis maior, albeit through a preformed space; the course of a bundle of the Pectoralis maior *over* one of the Sternalismuscles, so that this muscle is included in the Pectoralis maior, and finally a defect of the right Pectoralis by want of origin from the third rib. As to the innervation, I cannot give a complete description. Only one nerve was found, being a branch of a N. thoracicus anterior. It pierced the Pectoralis maior in the papillar-line, went in a median direction over the Pectoralis and disappeared in the lateral M. sternalis.

After this description a short meditation may follow about the significance of this case concerning the genesis of the muscle. A condensed compendium of the well-known theories about this latter must precede however.

Turner already wrote about it in 1866 [1]). He considers the M. Sternalis as a remainder of the Panniculus carnosus. His opponents (f. i. Dobson) oppose to it from this reason, that the Sternalis always lies in a deeper layer than the Platysma. Eisler

[1]) Turner. On the Musculus Sternalis. Journ. An. and Phys. London Vol. 1, 1866.

has observed rightly, that the muscles of the skin consist of derivatives of superficial skeleton-muscles, which lose their joints at the skeleton and are able to spread to places, originally strange to them. Should two parts meet, they may push over each other. This remark of Eisler may lessen the worth of the opposition of Dobson and others.

Testut defends the hypothesis [1]), that the Sternalis must be considered as a joint between the M. sterno-cleido-mastoideus and the M. obliquus abdominis externus. In the snakes, where no extremities have come to development, a muscle is running on both sides along the whole body, the bundles of which go in the direction of those of the Sterno-Cleido-Mastoideus and Obliquus abdominis externus. With the development of the extremities their junction-muscles with the trunk go in a median direction and separate the muscle into two portions, which become the M. sterno-cleido-mastoideus and obliquus abdominis externus. According to Testut the M. sternalis may be considered as a remainder of the junction, pushed away by the muscles of the extremities. Against Testut's opinion we may mention in the first place, that this author neglects the innervation of the muscle in his discussion on the morphological meaning. But besides, it may appear somewhat singular, to explain a muscle-variation in man out of particularities of the muscles in snakes.

Von Bardeleben [2]) considered the 120 cases, collected by him, as belonging to different origins, and so he considered 7°/₀ as belonging to the M. rectus abdominis, 21°/₀ to the Pectoralis mayor, 55°/₀ to the Sterno-Cleido-Mastoideus and in 6°/₀ he thought a skin-muscle was in question. Afterwards however he changed his theory a little, and in 1888 he considered the M. sternalis as a part of the Pubo-hyoideus, so that we were to regard the Sternalis as an atavistic muscle. He is led to this conclusion by the junction often occurring with the Sterno-Mastoideus (which is reckonned by von Bardeleben to the Rectus-system) and by the fact, that the Sternalis often takes its origin from the Rectus-tendon, that is said to be equal to a muscle. The innervation also supports this opinion according to von Bardeleben. In the cases examined by him, he had always found an innervation by intercostal-nerves, and more particularly by the foremost branches.

Cunningham has found a different innervation. He is positive in

---

[1]) Testut. Le muscle présternal et sa signification anatomique. Journal de l'Anat. et de la Physiol. 1884.

[2]) K. von Bardeleben. Die morph. Bedeutung des M. Sternalis. Anat. Anz. 1888.

his assertion about the occurrence of an innervation of the same muscle by Ni. thoracici anteriores and intercostal-nerves. However he defends the origin of the Sternalis from the Pectoralis mayor.

He denies an innervation only by intercostal-nerves, in which he is supported by Eisler [1]). In all the cases, examined by this author, the Sternalis obtained its nerve-supply by Ni. thoracici anteriores. This examination is certainly the best and most exact one, existing in the department of Sternalisliterature. The author totally denies the innervation by intercostal-nerves, chiefly on account of the fact, that the intercostal-nerves are always pushed away by the muscle in a median direction and, in order to reach the surface, always are going round the median edge of the Sternalis. Did the M. Sternalis obtain its nerve-supply by intercostal-nerves, the nerves could enter, according to this author, from lateral directly into the muscle, likewise as is the case with the M. rectus abdominis. Eisler considers the M. sternalis as a part of the Pectoralis mayor, more especially on account of the innervation.

Parsons, as well as Turner, derives the Sternalis from the Panniculus carnosus [2]). In the cavia cobaya there are two Panniculus-layers at the neck; the superficial one is equal to the Platysma, the deeper one is lying against the M. sterno-cleido-mastoideus and its bundles are in the same direction as those of this muscle. In man this deep layer has got part of the Sterno-Cleido-Mastoideus. The face of the Obliquus abdominis externus is said to be the remainder of the abdominal Panniculus, and the Sternalis a remainder of a junction between cervical and abdominal Panniculus. As Parsons takes the Pectoralis maior to be a derivation of the Panniculus, ist is the same to him, whether the Sternalis is considered as a part of the Pectoralis maior or of the Panniculus.

So we see, that as to the nerve-supply of the muscle there is no unanimity. Eisler defends the opinion, that the innervation takes place from the Ni. thoracici anteriores, von Bardeleben on the contrary gives a nerve-supply from the intercostal-nerves. Our case agrees with Eisler's opinion, so far as the innervation could be observed. Yet the question may be taken into consideration, whether it is just to deny wholly the possibility of an innervation by intercostal-nerves on account of cases, in which a nerve-supply from Ni. thoracici anteriores is proved to be completely trust-worthy. I believe this question must be answered in the negative.

---

[1]) P. Eisler. Der Musculus Sternalis. Zeitschrift für Morph. und Anthropol. Band III, Heft I, 1901.

[2]) Parsons. On the morphology of the musculus sternalis. Journ. An. and Phys. London. Vol. 27, 1893.



It must be kept in view, that the Ni. thoracici anteriores also contain fibres of the first and sometimes of the second thoracic spinalnerves. And considering the variations in the course of these nerves, the possibility is not excluded a priori, that the motor-fibres of the first or second thoracic spinalnerves, which can go to the M. sternalis and normally reach their department along the Ni. thoracici anteriores, remain annexed to the intercostal-branches of these nerves as a variation and reach the muscle in this more direct way.

Now taking our case, a distinction must be made between the median and the lateral parts. The median one represents a deviation occurring very often, and on account of this it would not arouse any particular interest, if the occurring of this muscle was not accompanied by a hiatus in the Pectoralis maior. The opinion of Eisler is, that the Sternalis takes its origin from elements of the Pectoralis maior, that got no adherence to the extremity during the development and now searched for a new point of contact. And when a hiatus is found in the origin of the Pectoralis maior, and precisely at the spot, where the M. sternalis takes its origin, we may see immediately, that it is questionable, whether an accidental incident of two deviations is found here, or a causal. It seems to me, that the first supposition is right, and that we have to consider the median Sternalis as a derivative of the mass, which would have filled the hiatus of the Pectoralis maior in a normal development. In this respect our case can be considered consequently as a confirmation of Eisler's opinion. The bundles must have turned 90° in that case. Against the principle of such a rotation of musclebundles there may be any opposition. Yet this objection cannot be of any prevailing kind, when we follow the morphogenesis of the muscle. It must be taken in view, that the Pectoralis maior is a muscle, having been formed from the undermost necksegments, and that now gradually must grow from a layer lying more cranially in a more caudal direction, to reach its definite line of origin. Taking this circumstance into consideration, the rotation will not really take place in such a degree, as has been the case apparently in the fullgrown individual, for originally the bundles of the Pectoralis maior will have had a more cranio-caudal course than in fullgrown situation.

Faith, seen again from another point of view, the rotation of the muscle-bundles need not offer any objection against the theory, that considers the M. sternalis as part of the Pectoralis maior. Let us take the following explanation from Eisler. With the development of the Pectoralis the bundles of the sterno-costal portion grow in a median direction. Besides, this portion is drawn out at the median

edge by the development in length of the thorax, like the feathers of a spread wing. When a superficial mass of fibres is loosened from the other Pectoralis-bundles, it will be pushed in a median direction by the growth of the muscle, while at the same time the median end of this mass is drawn in a caudal direction by the spreading of the Pectoralis. In this way the axis of the loosened Sternalis has been rotated on account of the Pectoralis-bundles and with further growth this rotation can go on and the deviation become greater.

The lateral M. sternalis also shows peculiarities, that prove the muscle to be a derivative of the Pectoralis maior. Therefore we must, for a moment, leave the narrow muscle-bundle, that goes over it, as this course is not to be considered as a primary situation. The first thing, speaking for the relation between the lateral Sternalis and the Pectoralis maior, is the nerve-supply by a N. thoracicus anterior. But there is something more to be concluded from the course of this nerve, namely, that this M. sternalis is no longer in the same situation towards the Pectoralis maior, as it was at the time of development, when this muscle began to form itself. That the muscle arose from a superficial layer of the Pectoralis maior, is proved by the fact, that the nerve goes through the last-mentioned muscle; and that the M. sternalis is finally not in the same place, where it arose, is proved by this fact, that the place of perforation of the nerve through the Pectoralis maior is situated in such a lateral department. The place, where the nerve penetrates into the lower plane of the M. sternalis, and the place, where it makes its appearance out of the Pectoralis maior, must have been in immediate vicinity at the outset. If we find the nerve in its definite situation going across the Pectoralis in a median direction, this cannot have come about in any other way than by the removal of the Sternalis in a median direction. The course of the nerve also does prove here the correctness of the opinion, that M. sternales don't always arise in the same place, where they are found afterwards.

It may be supossed, that Musculi sternales are formed in the development of the Pectoralis maior much more frequently, than they are found in general. Agreeing with the principle, that the Sternales arise from those bundles of the Pectoralis maior, that don't reach their origin or adherence at the skeleton, it will totally depend upon the later influences during the development, whether such bundles will develop to M. sternales, or not. If they are simply lying across the muscle, without obtaining a secundary adherence to tendons or skeleton by means of fascia or tendon, they cannot

develop, as they cannot function, and so they will totally disappear by atrophy on account of inactivity. If they succeed however in getting any adherence on the skeleton, or to get communication with the tendon of the M. sterno-cleido-mastoideus, they can function as independent muscles or on the contractions of the sterno-cleido-mastoideus influence and the muscle begins to become active, either independently, or under the impulse, coming from the contractions of the M. sterno-cleido-mastoideus. Thus the muscle functions and is able to develop.

In this consideration may be found perhaps the solution of the fact, that the M. sternales always lie in the vicinity of the Sternum, and unite so often with the sterno-cleido-mastoideus.

Those loosened parts, to be sure, that were lying more laterally in the beginning, did not get any adherence on the skeleton or muscle-tendons and are lost.

As for the lateral M. sternalis itself, this is interesting, because we have here a M. costo-clavicularis, that may be compared with a M. sterno-clavicularis, as it is described only once, by Bryce [1]). However there is an essential difference between the muscle, described by this author and ours. The Sterno-Clavicularis of Bryce went from the clavicle in a caudal and median direction, to attach itself at the lower edge of the Manubrium sterni. The muscle was covered with the clavicular portion of the Pectoralis maior and with a narrow bundle, coming from the Manubrium, and so belonging to a lower layer of this muscle. The opinion of Eisler is, that this Pectoralisportion has rotated during the development, the lateral end moving in a cranial direction, the median one in a caudal direction. According to Eisler, the removal of the lateral end has come to a standstill in the reach of the clavicle, and got adherence on it. This is possible for the M. sterno-clavicularis of Bryce, but in my opinion it is difficult in our case. As the caudal part of the Sternalis, described here, is lying superficially, the tendon had to take adherence on the clavicle above the clavicular portion of the Pectoralis maior with such a course of the rotation. It is difficult to believe, that it has pushed under it with the rotation of the muscle. In my opinion the adherence on the clavicle is not secundary in this case, but primary and so this muscle is a direct proof for the theory, that considers the M. sternalis as part of the M. pectoralis maior. Here it is a part of the clavicular Pectoralisportion, which has found no adherence on the

---

1) Bryce, Note on a group of varieties of the pectoral sheet of muscle. Journ. Anat. and Physiol. London, Bd. 34, 1899.

Humerus. and the lateral end of which has been dragged along in a median direction by the sterno-costal part of the Pectoralis maior with the extension of it, till it has found at last adherence on the second and third rib.

The last peculiarity to which attention has been drawn already, is the narrow muscle-bundle, that takes its course from the Pectoralis maior across the lateral M. sternalis. I believe it is not difficult to explain this. Laterally this muscle-bundle touches the lower edge of the clavicular portion of the Pectoralis. In my opinion, it is a part of the clavicularportion, that has removed its origin in a caudal direction to the median Sternalis. This opinion is still strengthened by the fact, that the lateral Sternalis is covered by this bundle, as well as by the other part of the clavicular Pectoralis. So the bundle has gone in a caudal direction over the lateral Sternalis. In its way it confirms the opinion, that bundles of the Pectoralis maior are able to leave the muscle and to change their adherence.

Finally, as to the adherence of the superficial bundle of the left Pectoralis maior on the median Sternalis, no illustration need be given. Little union-tendons between the Sternalis and the Pectoralis maior are very often formed, which sometimes, as in this case, make the impression of a side-branch of the Sternalis-tendon.

DIE EIHÜLLEN UND DIE PLACENTA VON PHOCA VITULINA,

VON

A. J. P. VAN DEN BROEK.

Prosektor am anatomischen Institut zu Amsterdam.

(Mit 13 Figuren im Text.)

Vor kurzem erhielt das anatomische Institut der hiesigen Universität eine Seehündin die sich in einem schon weit geförderten Stadium der Gravidität befand. Da, in Gegensatz zu jenen der fissipeden Carnivoren, die Fruchthüllen und die Placenta der pinnipeden Carnivoren noch sehr wenig Berücksichtigung gefunden haben, werde ich in den folgenden Zeilen die Resultate meiner Untersuchung dieses Objectes mitteilen, wozu ich mich besonders berechtigt achte, da ich bei dieser Untersuchung einige Eigentümlichkeiten fand die bei den fissipeden Carnivoren vermisst werden.

Der Uterus ist Uförmig gekrümmt, seine Konvexität schaut kraniälwärts. Er liegt in einer frontalen Ebene, der Fundus ganz in der rechten Hälfte der Bauchhöhle.

Weiter ist das Organ ein wenig in ventro-dorsaler Richtung abgeplattet, wobei man jedoch in's Auge behalten muss, dass die linke Seite des Uterus nach vorn gekehrt ist.

In der Mitte dieser Fläche bemerkt man das, dem Uterus unmittelbar anliegende, vollkommen in einer Tasche aufgenommene Ovarium. Das Ligamentum latum ist fast völlig verstrichen, das starke, muskulöse Ligamentum teres macht sich von der Vorder- resp. Hinterfläche des Uterus frei dicht an der Stelle wo das Ovarium dem Uterus angeschmiegt ist, und zieht in schrägem Verlauf über die vaginale Hälfte des Uterus nach unten zur vorderen Bauchwand. Die Tuba Falloppii war kurz und besass ein sehr weites Lumen.

Die Portio vaginalis war noch nicht ganz verstrichen, sie hatte eine trichterförmige Gestalt, war ziemlich kurz, mit sehr dicken Wänden. Das Ostium uteri war etwa 3 Centimeter geöffnet, und mit einer Schleimpropfe ausgefüllt. Der im Ostium eingeführte Finger stosst bald an die Fruchtblase.

Die Uteruswand ist, verglichen mit der voluminösen Entfaltung des Organes, als äusserst dünn zu verzeichnen, im extraplacentaren

Bezirk betrug die Dicke kaum ein Millimeter, am vaginalen Ende wird jedoch die Muskelwand kräftiger. Die Vagina dagegen besitzt eine Muskelwand deren Dicke wohl das zehnfache von jener des Uterus beträgt.

Wenn die Uteruswand, der Konvexität entlang durchschnitten war, war es sehr leicht diese Wand und den Fruchtsack von einander zu trennen, da nur eine äusserst lockere Verbindung zwischen beiden bestand. Auch das Abtrennen der Placenta geht sehr leicht, in derer Gebiet jedoch allenthalben längere und kürzere Fetzen von Bindegewebe der Uteruswandung anheften bleiben. Der Fruchtsack füllte die ganze Uterushöhle aus.

Die äussere Fläche des Fruchtsackes lässt eine mittlere and zwei seitliche Zonen unterscheiden. Erstere wird von der Placenta eingenommen, die einen vollständigen, etwa 30 Centimeter breiten Gürtel bildet. Beiderseits davon giebt es zwei kuppenförmige placentarfreie Abschnitte des Fruchtsackes.

Die maternale Fläche der Placenta zeigt einen lobulären Bau, die Lobuli sind ziemlich gross und durch öfters tief einschneidende Furchen von einander getrennt. Aus diesen Furchen stammten die oben erwähnten bindegewebigen Septa, die an der Anheftungsfläche der Placenta an der Uteruswand zurückblieben. In Folge dieser Furchen und der geringen Dicke der Placenta, etwa 2,5 Centimeter, besitzt das Organ ein ziemlich lockeres Gefüge. Nach den Seitenrändern hin wird das Organ allmählig dünner. Es fehlt bei Phoca die Anschwellung der Ränder die uns von anderen Carnivoren, in Folge von in diesem Bezirk aufgetretenen Blutungen bekannt ist.

Der maternalen Fläche entlang gemessen besitzt die Placenta eine Länge von 66 Centimeter. Es fehlt der beim Hunde bekannte grüne Randsaum. Statt dessen trifft man in einer schmalen, den beiden Rändern entlang sich ausdehnenden Zone eine ungeheure Masse feiner Partikelchen von einer in's Braune übergehenden orangen Farbe. Uebrigens sind diese schmalen Randzonen von einem schmutzig braunen Ton, in Gegensatz zur dunkelroten Farbe des übrigen Teiles der Placenta.

Die extraplacentaren Bezirke des Fruchtsackes waren reich an Blutgefässen, die, an den Rändern der Placenta zum Vorschein tretend, sich in allen Richtungen verästelten.

An mehreren Stellen sah die Aussenfläche der extraplacentaren Gebiete des Fruchtsackes sammetartig aus und fühlte auch etwas dicker an. Der mikroskopische Untersuch ergab dass dieses durch eine stellenweise auftretende Anhäufung von Zotten verursacht wurde.

Der Fötus war von zwei, vollständig von einander getrennten

Fruchtsacken umhüllt, die ich vorläufig als der äussere und der innere Fruchtsack unterscheiden will. Durch Eröffnung des äusseren Sackes gelangt man in den schmalen spaltförmigen Raum zwischen diesem und dem Inneren. An keiner Stelle finden sich in diesem Raum Verbindungen zwischen innerem und äusserem Fruchtsack und in dieser Beziehung besteht somit eine Differenz zwischen den Fruchthüllen von Phoca und jenen von z. B. dem Hunde. Denn bei diesem Tiere giebt es, wie aus den Untersuchungen von Bischoff(1) und Strahl(2) hervorgeht eine Verbindung zwischen dem äusseren Fruchtsack (Chorion) und dem Inneren (Amnion). Ich komme auf diesen Unterschied zurück.

Als ein dünnwändiger Sack umschliesst die innere Hülle den Fötus, am placentaren Ende des Nabelstranges biegt sie sich von diesem ab und ist besonders der Rückenfläche der Frucht dicht angelagert. Der im Fundus uteri aufgenommene Teil dieser Hülle wird nicht durch den Körper des Fötus ausgefüllt, sondern durch eine weich anfühlende Masse. Nach Eröffnung der Hülle erwies sich diese Masse als Lanugo die sich hier angehäuft hat. Diese Lanugo besteht ausschliesslich aus kurzen, weichen, leicht perlgrau gefärbten Haaren, schwarze oder bunte Haare fehlten darin zum einenmale, wiewohl das definitive Haarkleid, das schon vollkommen entwickelt war, nach der Art des ausgewachsenen Tieres alle Übergangsstufen von perlgrau bis schwarz zeigte.

Der innere Fruchtsack ist nur zum geringen Teil vascularisirt. Die Gefässe strahlen vom Nabelstrange aus und verzweigen sich von hier aus baumförmig in einer beschränkten Zone. In dieser Zone ist die Wand des Fruchtsackes dicker, weniger durchsichtig und besteht aus zwei, gegen einander verschiebbaren Membranen. Hier liegt die Nabelblase als ein in der Länge ausgezogener Sack innig mit der inneren Fruchthülle verwachsen. Wie die mikroskopische Untersuchung auswies lag die Nabelblase nicht gegen der äusseren Fläche der inneren Fruchthülle an, sondern zwischen den beiden Membranen woraus diese Hülle zusammengesetzt ist.

Der innere Fruchtsack biegt sich schon vom Nabelstrange ab noch ehe derselbe die Placenta erreicht hat. Dieser Umstand ermöglicht es die fötale Oberfläche der Placenta zu studiren schon nach Eröffnung des äusseren Fruchtsackes.

Von einer Insertion des Nabelstranges an der Placenta kann man strictiori sensu nicht reden, denn sobald die innere Fruchthülle sich vom Strange abgebogen hat, trennen sich die Gefässe von einander und erreichen die placentare Oberfläche in ziemlicher Entfernung von einander, nachdem sie sich schon in ihre Hauptäste geteilt haben.

Während ihres Verlaufes vom Ende des eigentlichen Nabelstranges zur placentaren Oberfläche, das heisst also während ihres Verlaufes durch den Raum zwischen innere und äussere Fruchthülle sind die Gefässe eingefasst in Duplicaturen einer Membran welche die fötale Oberfläche der Placenta bekleidet (Allantoïs).

Jede der beiden Artt. umbilicales verzweigt sich mit ihren groberen Ästen in eine gürtelförmige Hälfte der Placenta und treibt Äste von relativ grossem Kaliber in den extraplacentaren Teil des äusseren Fruchtsackes. Zum Teil kehren diese Äste wieder auf die Placenta zurück.

Die fötale Fläche der Placenta ist glatt, ohne Erhebungen oder Einsenkungen. Von Blutungen wie sie z.B. beim Hunde zu beobachten sind in der Form der sogenannten grünen Inseln ist makroskopisch bei Phoca nichts warnehmbar.

Der Fötus war mit seinem Schnauze dem Ostium uteri zugewendet.

Der Nabelstrang war ausserordentlich kurz, die ganze Länge, vom Bauchwand bis zur Stelle wo die Gefässe zu divergiren anfangen gemessen, beträgt nur 12 Centimeter. Notwendig muss somit bei der Austreibung des Fötus gleichzeitig die Placenta gelöst werden und wenn man in Bemerkung zieht dass der Strang schon stark gespannen ist wenn der Fötus derart im Uterus lagert dass seine Schnauze eben im Ostium uteri zum Vorschein kommt, so folgt hieraus dass die Lösung der Placenta schon zum Teil zu Stande gekommen sein muss so bald das junge Tier mit seiner Schnauze die äussere Genitalöffnung erreicht hat. Notwendig muss der Geburtact beim Seehunde somit sehr kurz dauern, denn bei langem Andauern wurde das Jung durch Mangel an Sauerstoffzufuhr ersticken.

Von der vorderen Bauchwand setzt sich die Haut noch ungefähr 1 Centimeter auf den Strang fort um sich dann fort zu setzen in eine glatte leicht gelb gefärbte derb anfüllende Umkleidung.

Die Nabelgefässe waren nicht tordirt, die Gallerthülle war nur sparsam entwickelt.

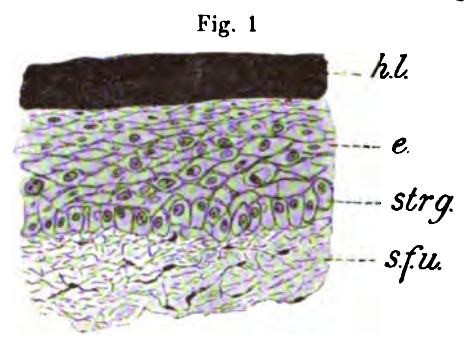
Nach dieser Beschreibung der wichtigsten makroskopischen Befunden gehe ich über zur Erörterung der Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung und fange an mit der Nabelschnur.

Dieselbe ist, wie Fig. 1 zeigt, bekleidet von einem mehrschichtigen Pflasterepithel, das viel Übereinstimmung zeigt mit der Epidermis. Die basale Zellschicht (Fig. 1 *str. g.*) besteht aus dicht an einander gedrängten hohen, mehr oder weniger cylindrischen Zellen mit grossen runden Kernen.

Darauf sind mehrere Lagen runder und unregelmässiger Zellen gelagert. Je mehr dieselben der Oberfläche genähert sind, desto

mehr sind sie abgeplattet, auch ihr Kern wird stark abgeflacht. Schliesslich besteht als äusserste Lage eine ziemlich dicke Hornschicht (Fig. 1 *h. s.*) von lamellösem Baue und mit zerstreuten Kernresten. Letztere Schicht ist sehr scharf gegen das Epithel abgegrenzt. Die Kerne der Epithelzellen sind öfters ein wenig retrahirt, wodurch es mehrmals den Anschein hat als wären sie in kleinen Höhlen gelagert.

Fig. 1



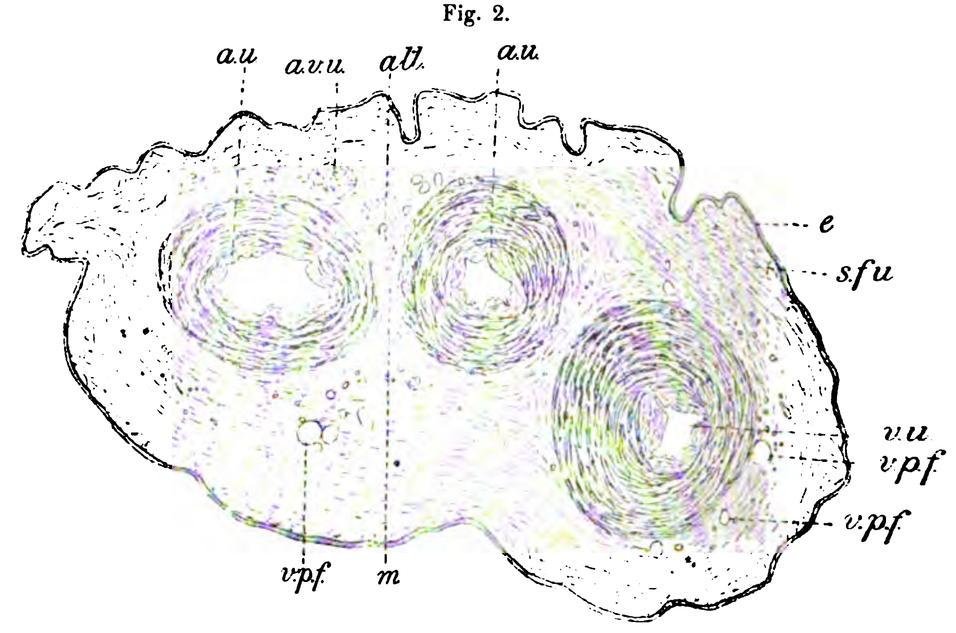
Epitheliale Bekleidung des Nabelstranges von Phoca vitulina. Vergr. 290.

h.l. Hornlage.
str.g. Stratum germinativum.
e. Schicht von runden und abgeplatteten Zellen.
s.f.u. Stroma funiculi.

In den tieferen Zellschichten sind die Zellgrenzen sehr deutlich, da die epithelialen Elemente durch eine Intercellularsubstanz von einander getrennt sind.

Beim Abbiegen des Amnion vom Nabelstrange geht das mehr-

Fig. 2.



Querschnitt des Nabelstranges von Phoca vitulina. Vergr. 8.

e. Epithelbekleidung.
a.u. Artt. umbilicales.
v.u. Vena umbilicalis.
all. Lumen des Allantoïsganges.
a.v.u. Lumen der zweiten (atrophischen) Vena umbilicalis.
s.f.u. Stroma des Nabelstranges.
v.p.f. Vasa propria funiculi.
m. Glatte Muskelbündel.

schichtige Epithel in ein einschichtiges über. Dieser Uebergang ist ein ganz allmähliger.

Im Strange sind schon bei geringer Vergrösserung auf dem Querschnitt fünf Kanäle von ungleichem Durchmesser und mit ungleicher Wanddicke zu unterscheiden. Fig. 2, bei achtmaliger Vergrösserung angefertigt, orientiert über die Lagerung dieser Kanäle.

Die Umbilicalgefässe, sowohl die beiden Arterien (Fig. 2 *a. u.*) als die Vene (Fig. 2 *v. u.*) besitzen eine sehr dicke Wandung, vornehmlich aus circulär (spiralig?) verlaufenden Muskelfasern aufgebaut.

Diese Fasern sind in Lamellen angeordnet, die unter einander durch ein wenig Bindegewebe verbunden sind. Elastische Fasern habe ich in der Wand dieser Blutgefässe nicht warnehmen gekönnt. Die in unserer Figur eine geringe Längsfaltung zeigende Intima ist peripherwärts nicht scharf gegen die Muskelschicht ab zu grenzen.

Ringsum den stark contrahirten Gefässen ist das Stroma funiculi nicht so fest gefügt wie in den übrigen Teilen der Nabelschnur, ohne dass von eigentlichen perivaskulären Räumen die Rede sein kann.

In der Muskelwand der drei Umbilicalgefässe kommt eine grosse Zahl Vasa vasorum vor.

Bis nahe an die Intima dringen diese Gefässe vor (Fig. 3 *v. v.*). Diese Vasa vasorum stehen in Zusammenhang mit den weiter unten ausführlicher zu erörternden, dem Nabelstrange eigenen Gefässen; niemals konnte ich eine Communication zwischen dem Lumen eines der Umbilicalgefässe und den ebengenannten Lumina observiren, obwohl ich von ziemlich allen Teilen des Nabelstranges Querschnitte angefertigt habe. Gleich wie bei den noch zu beschreibenden eigenen Nabelstranggefässen fand ich dass die Vasa vasorum placentarwärts in Zahl und Lumen verringern. In den Hauptästen der Umbilicalgefässe habe ich keine Vasa vasorum beobachtet.

Das vierte im Nabelstrange sichtbare Lumen gehört der zweiten rudimentären Vena umbilicalis (Fig. 2 *a. v. u.*) an. Die Wand diese Vene besitzt einen mehr complicirten Bau und lässt mehrere Schichten unterscheiden. Als innere Auskleidung findet sich eine Intima, umschlossen durch eine Muskelschicht von circulär verlaufenden Fasern und peripher von letzterer besteht noch eine äussere Schicht von nicht fest an einander geschlossenen, in der Längerichtung des Gefässes verlaufenden Muskelbündeln.

In der verhältnissmässig dicken Wandung dieses Gefässes fehlen die Vasa vasorum. Im Lumen konnte ich einige Male Blutkörperchen warnehmen.

Verfolgt man das teilweise obliterierte Gefäss fötalwärts dann sieht

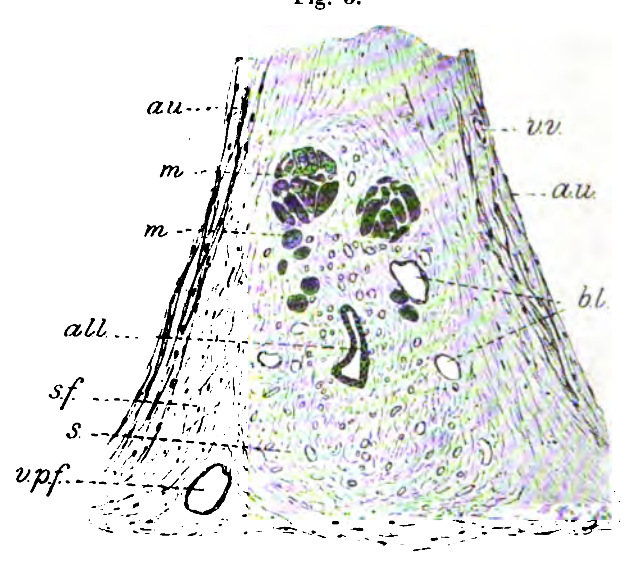


man dass dasselbe sich kurz vor der Insertion des Nabelstranges in zwei Äste teilt, die sehr dicht neben einander gelagert und in derselben Längemuskulatur eingeschlossen sind. Einer dieser Zweige zerfällt nochmals in zwei Äste und die drei Zweige, welche immerhin dicht neben einander gelagert bleiben, verlieren sich schliesslich in das Unterhaut-Bindegewebe der vorderen Bauchwand. Auch das placentare Ende des Gefässes bleibt nicht einfach, denn kurz oberhalb der Stelle wo die übrigen Umbilicalgefässe aus einander weichen teilt sich diese rudimentäre Vena umbilicalis in mehrere feine Zweigchen welche sich allmählig in das Gewebe des Nabelstranges verlieren.

Das fünfte in der Nabelschnur anwesende Lumen (Fig. 2. *all.*) ist in der fötalen Hälfte dieses Stranges zwischen den beiden Arteriae umbilicales gelagert. Placentarwärts nähern sich die beiden Schlagadern allmählig und es kommt das bezügliche Lumen mehr in eine oberflächliche Lagerung.

In Figur 3 ist dieses Gefäss bei fünfzigmaliger Vergrösserung

Fig. 3.



Umgebung des Allantoïsganges. Vergr. 50.

all. Allantoïslumen.
m. Glatte Muskelfasern.
a.u. Wand der Artt. umbilicales.
v.v. Blutgefäss in der Wand der Art. umbilicalis.
bl. Blutgefässe in der Umgebung des Allantoïsganges.
v.p.f. Nabelstrangsblutgefäss.
s. Stroma in der Umgebung des Allantoïsganges.
s.f. Stroma funiculi.

mit seiner Umgebung dargestellt. Es erscheint das Lumen unregelmässig von Form, ein wenig seitlich comprimirt. Es besitzt eine

epitheliale Auskleidung von dicht zusammen gedrängten, in mehreren Lagen angeordneten platten Zellen ohne deutliche Zellgrenzen (Fig. 3).

Den ganzen Strang hindurch kann dieser Kanal verfolgt werden, kurz vor der Placenta endet er blind. Es besteht kein Zusammenhang mit. der Nabelblase.

Auf Grund ihrer Lagerung in der fötalen Hälfte des Nabelstranges zwischen den beiden Umbilicalarteriën muss das Lumen als der persistierende Allantoïsgang gedeutet werden.

Der Beweis dazu wurde durch Querschnitte von dem innerhalb der Bauchhöhle verlaufenden Teil der beiden Umbilicalarteriën geliefert. Es wurde daselbst das Lumen wieder aufgefunden.

Reste des Ductus omphalo-entericus habe ich im Funiculus umbilicalis nicht angetroffen.

Das Stroma der Nabelschnur besteht aus einem sehr fein fibrillären Bindegewebe, dessen Fasern circulär angeordnet sind (Fig. 2 *s. f. u.*). Obwohl ringsum den Gefässen die Fasern etwa circulär zu diesen Gefässen verlaufen kann von den typischen drei circulären Systemen, wie sie im menschlichen Nabelstrange vorkommen, nicht gesprochen werden. In Übereinstimmung hiermit vermissen wir auch die zwischen den drei circulären Systemen sich befindenden, von Hyrtl als Columnae funiculi umbilicalis bezeichneten Bindegewebssäulen.

An zwei Stellen zeigt das Bindegewebe eine etwas abweichende Structur. Unmittelbar unter der epithelialen Bekleidung findet man eine unregelmässige netzförmige Anordnung der Bindegewebsfibrillen (Fig. 1 *s. f. u.*). mit darin zerstreuten verästelten Zellen.

Zwischen den beiden Umbilicalarteriën, ringsum des Allantoisganges besitzt das Bindegewebe ebenso eine abweichende Structur, die Fasern verlaufen daselbst in allen Richtungen durch einander. Dieser Teil des Stroma ist überaus reich an kleineren und grösseren Gefässen (Fig. 3 *bl.*).

Weiter finden wir in diesem Bezirk einzelne, in der Längerichtung des Nabelstranges verlaufende Bündel von glatten Muskelfasern (Fig. 3 *m.*). Über die muskulöse Natur dieser Bündel habe ich mich durch Tinction mit polychrom. Methylenblau (Unna) überzeugt. Diese Muskelstrange können den ganzen Nabelstrang hindurch verfolgt werden. Stärker entwickelt als in der Nabelschnur waren sie in dem Gewebe das den Allantoïsgang während seines intraabdominalen Verlaufes umkleidete.

Ausser dieser fünf Lumina trifft man im Nabelstrange ein reich verästeltes Blutgefässsystem das im Stroma funiculi sich verzweigt.

Diese *Vasa propria funiculi umbilicalis* (Fig. 2 *v. p. f.*) verbreiten

sich durch den ganzen Nabelstrang. Am zahlreichsten beobachtet man die Lumina dieser Gefässe in Querschnitten der fötalen Hälfte des Nabelstranges. Bei der Befestigungsstelle der Nabelschnur an der vorderen Bauchwand confluiren diese Gefässe mit solchen des subcutanen Bindegewebes der Bauchwand.

Soweit mir aus der mir zugänglichen Literatur bekannt geworden ist, war das Vorkommen von Vasa propria funiculi bisher noch bei keinem Tier beobachtet worden. Ausdrücklich wird von mehreren Autoren hervorgehoben dass wenigstens beim Menschen Vasa propria funiculi gänzlich fehlen.

C. Sedgwick Minot sagt in seinem Lehrbuche der Entwickelungsgeschichte des Menschen (3) über diesen Gegenstand wörtlich „Capillaren sind nicht vorhanden, ausser in der Nähe des Nabels, ebenso finden sich trotz der gegenteiligen Angabe mancher Autoren im distalen Teile des Stranges keine Blutgefässe". Speziell wird von diesen Autoren genannt Köster (4), dessen Untersuchung mir leider nicht zugänglich war.

In einer etwas älteren Studie über die Structur der menschlichen Placenta und der Nabelschnur kommt Simpson (5) desgleichen zum Resultate dass eigene Gefässe in diesem Gebilde nicht entwickelt sind, weder Capillaren, noch Vasa vasorum.

Bei einer persönlichen Nachprüfung gelangte ich zum gleichen Resultate als Minot und Simpson.

Wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht unterscheidet sich in diesem Punkte Phoca wesentlich von anderen darauf bis jetzt untersuchten Tieren. Es liegt natürlich vor der Hand das Auftreten von Vasa propria funiculi und Vasa vasorum der Umbilicalgefässe bei Phoca vitulina in Zusammenhang zu bringen mit dem generellen Reichtum an Blutgefässen bei diesem Tiere, und mit der Eigenschaft des Blutgefässsystemes des Seehundes ausgebreitete, speziell venöse Gefässnetze zu bilden, auf welche Eigenschaft schon von Hyrtl (6) hingewiesen worden ist.

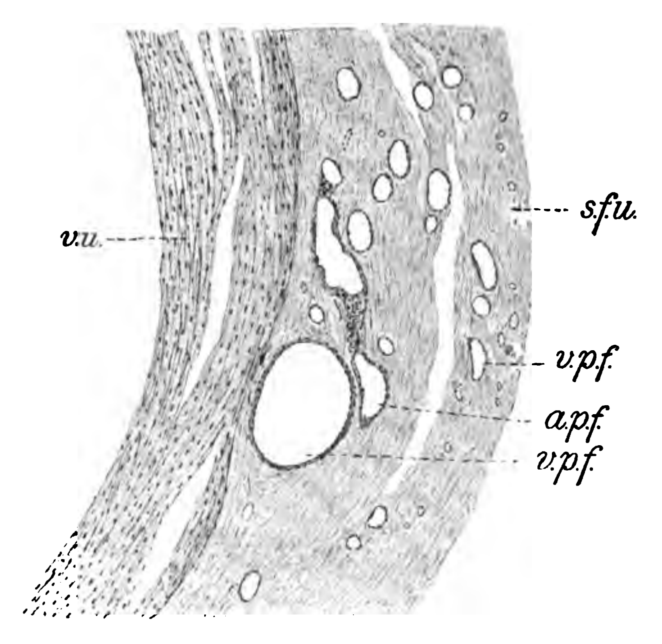
Finden wir doch auch an anderen Stellen beim Seehunde Gefässe da wo wir sie meistens bei anderen Tieren in so grosser Anzahl vermissen. Hyrtl fand z. B in den Durchschnitten der Nn. medianus, ulnaris und radialis resp. 24, 22 und 34 Gefässlumina.

Was der Verteilung von den Vasa propria im Querdurchschnitte des Nabelstranges anbelangt, so ist zu bemerken dass diese nicht gleichmässig verteilt sind. Anhäufungen der Gefässlumina finden sich besonders in der Umgebung der Umbilicalgefässe Von dem Gefässreichtum dieser Gegend giebt Fig. 4 einen Eindruck. Diese Figur stellt einen Teil der Muskelwand der Vena umbilicalis und das anliegende Stroma funiculi dar bei fünfzigmaliger Vergrösserung.

Hauptsächlich finden sich hier eine grosse Zahl Venen mit verschieden weitem Lumen und, besonders bei den grösseren, deutlicher



Fig. 4.



Umgebung der Wand der Vena umbilicalis von Phoca vitulina. Vergr. 50.

v.u. Wand der Vena umbilicalis. *v.p.f.* Vena propria funiculi.
a.p.f. Arteria propria funiculi. *s.f.u.* Stroma funiculi.

Muskelwand. (Pig. 4 *v. p. f.*). Im ganzen behalten die Vasa propria einen der Längerichtung des Nabelstranges parallelen Verlauf mit queren und schrägen Anastomosen.

Die Arteriae propriae funiculi schicken die Vasa vasorum zur Muskelschicht der Umbilicalgefässe.

Eine zweite starke Gefässanhäufung findet sich in der Umgebung des Lumens des Allantoïsganges (Fig. 3. *bl.*). Wie schon bemerkt sind im Allgemeinen diese Gefässe von geringerem Kaliber als die schon genannten; es sind hauptsächlich weite Capillaren.

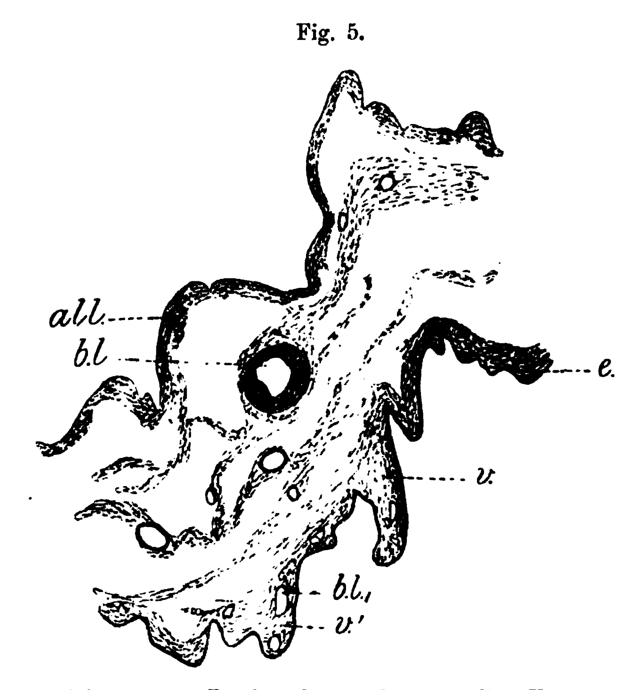
In der übrigen Masse des Stroma funiculi sind die Gefässe so ziemlich gleichmässig verteilt, nur fehlen sie unmittelbar unterhalb der epithelialen Bekleidung.

In Gegensatz zu den contrahierten Umbilicalgefässen sind die Vasa propria stark ausgedehnt indem ihre Lumina mit Blut überfüllt sind.

Gehen wir jetzt zur Beschreibung der Histologie der Fruchtsäcke über und fangen dazu an mit der äusseren Hülle.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt dass diese aus zwei Blättern zusammengesetzt ist, einem Äusseren und einem Inneren, welche

Fig. 5.



Wand des äusseren Fruchtsackes von Phoca vitalina. Vergr. 110.

c.e. Chorionektoderm.
all Ailantoïdale Oberfläche.
a.ll.g. Grössere Umbilicalgefässzweige.
bl. Kleinere oberflächliche Gefässe.
v. v'. Zotten der Chorionoberfläche.

durch ein weitmaschiges Bindegewebe mit einander verbunden werden. Zwischen diesen beiden Blättern verlaufen die grösseren Blutgefässe (Fig. 5 *all. g.*). Die äussere, der Uterusoberfläche zugekehrte Lamelle, die das eigentliche Chorion darstellt, besitzt ein einschichtiges Cylinderepithel (Fig. 5 *c. e.*), zur Höhe von 20 μ. Die Kerne sind längsoval, stehen mit ihren Längsachsen senkrecht zur Oberfläche im basalen Abschnitte des Zellleibes; das Protoplasma ist feingranulirt, die Zellen heben sich von einander durch Grenzen ab. Die innere Bekleidung dieser Hülle besteht aus einem Plattenepithel mit nahe an einander gerückten sehr platten Kernen (Fig. 5 *all.*). Diese innere Lamelle der äusseren Fruchthülle wird von dem Allantoïs geliefert, und bekleidet, wie schon gesagt, den extremen Fruchtsack vollständig, ohne dass irgendwo ein Übergang auf die äussere Fläche der inneren Fruchthülle zu beobachten war.

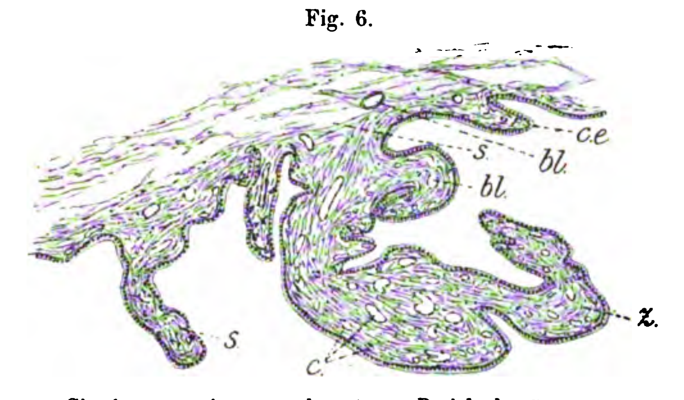
Die in der Wand des äusseren Fruchtsackes sich befindenden

Blutgefässe sind von ungleichem Kaliber, die grösseren lagern in der Mittelzone, zwischen beiden Lamellen, die kleineren dringen bis dicht unter dem Chorionektoderm vor (Fig. 5 *bl.*).

Es ist schon darauf hingewiesen worden dass an manchen Stellen der extraplacentären Teile des Fruchtsackes die Oberfläche einen sammetartigen Charakter zeigte, verursacht durch die Anwesenheit rudimentärer Villi. Vornehmlich in der Nähe der Placenta kommen derartige Stellen häufiger vor.

In Fig. 6 ist nun ein Stückchen aus einer solchen Stelle des

Fig. 6.



Chorionzotten im extraplacentaren Bezirk des äusseren Fruchtsackes. Vergr. 110.

c.e. Chorionektoderm. *z.* Zotte. *bl.* Blutgefässe.
s. Stroma. *c.* Capillaren.

Chorion abgebildet. Besonders sei darauf hingewiesen dass das Epithel der rudimentären Villi in keiner einzigen Hinsicht vom übrigen Chorionektoderm differirte, es bestand lediglich aus einer einfachen Epithelschicht. Die Grundmasse der Zotten besteht aus Bindegewebe das viel fester gefügt ist als jenes zwischen den beiden Epithellamellen des äusseren Fruchtsackes, womit es zusammenhängt. Es ist sehr reich an Gefässen von denen die zentralen ein ziemlich grosses Lumen besitzen. Sie sind ziemlich wohl gleichmässig in der Zotte zerstreut und erstrecken sich bis an die epitheliale Bekleidung (Fig. 6 *c.*).

Die Mehrzahl dieser Zotten war unverzweigt, doch es fehlte auch nicht an grösseren verästelten Zotten.

Bezüglich der Wand des inneren Fruchtsackes sei folgendes bemerkt.

Auch diese Hülle besteht, wie Fig. 7 zeigt, aus zwei Blättern. Im ganzen Umfang des Fruchtsackes sind die beiden Lamellen mit einander verbunden, nur da, wo die Nabelblase sich findet weichen sie aus einander und fassen diese Blase zwischen sich. Die

innere Bekleidung der Wand dieser Hülle besteht aus einem, 10 μ hohen, einschichtigen Epithel (Fig. 7. *am.*), die äussere Bekleidung

Fig. 7.

Amnion (+ Allantoïs) im gefässreichen Abschnitt. Vergr. 120.

a.m. Amnionektoderm.
all. Allantoïsentoderm.
a.ll.g. Allantoïsblutgefäss.
k. Kern, in einer Lücke liegend.
c. Capillaren.
m. Mesoderm.

ist identisch mit jener der inneren Fläche des externen Fruchtsackes (Fig. 7 *all.*). Die Deutung dieser beiden, die innere Fruchthülle zusammensetzenden Lamellen bietet somit wenig Schwierigkeit: die innere Lamelle ist das Amnion, die äussere muss als Allantoïs aufgefasst werden. Beide Lamellen sind durch ein Bindegewebe verbunden, das teils gefässreich, teils gefässlos ist. Im gefässreichen Abschnitte, dem Fig. 7 entnommen ist, findet sich ein Gewebe von fein fibrillärer Structur, das nach der allantoïdealen Oberfläche hin etwas fester gefügt erscheint. Unregelmässig in diesem Bindegewebe zerstreut befinden sich die Lumina mehrerer Gefässe, am zahlreichsten trifft man weite Capillaren (Fig. 7. *c.*), jedoch in der Mittelzone treten auch grössere Gefässe mit deutlichen Muskelwandungen auf (Fig. 7 *all. g.*).

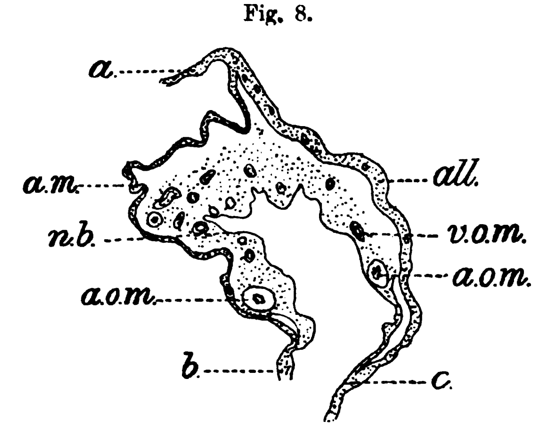
In diesem Stroma beobachtete ich grössere, nicht bindegewebige Kerne in kleinen Spalten (Lymphspalten mit Leucocyten?) Fig. 7. *k.*

Wie schon gesagt biegen beide Lamellen des inneren Fruchtsackes aus einander und fassen die längliche stark gefaltete Nabelblase zwischen sich (Fig. 8).

Wie aus Figur 8 ersichtlich ist die Wand der Nabelblase nicht scharf abgesetzt vom Bindegewebe das Amnion und Allantoïs begleitet. Der inneren Fläche haften noch hie und da die Reste einer ursprünglichen endothelialen Bekleidung an in der Form eines ein-

schichtigen Endothels, die ganze Wand ist weiter durchsetzt mit, meistens grossen, Blutgefässen. Diese Gefässe, welche mit den Umbilicalgefässen zusammenhangen, sind stark mit Blut gefüllt.

Fig. 8.



Rand der Nabelblase zwischen Amnion und Allantoïs.
a. Amnion + Allantoïs.
b. Amnion + Nabelblasenwand.
c. Allantoïs + Nabelblasenwand.
a.m. Amnion.
all. Allantoïswand.
n.b. Nabelblasenentoderm.
a.o.m. Art. omphalo mesenterica.
v.o.m V. omphalo mesenterica.

Die Fruchthüllen von Phoca weichen, wie aus Obenstehendem hervorgeht in einen wesentlichen Punkt von jenen beim Hunde ab, wie diese uns besonders durch die Untersuchungen von Bischoff und Strahl bekannt geworden sind. Nach den Untersuchungen des erstgenannten Forschers dringt die Allantoïsblase zwischen das Chorion und Amnion ein und trennt diese beiden Blätter stets mehr von einander ab. Aber wie aus Figur 8 auf Tafel XV seiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte des Hunde-Eies hervorgeht umwächst die Allantoïs das Amnion nicht vollständig, die Ränder der erstgenannten, das heisst die Umschlagstelle des äusseren in das innere Blatt wachsen einander wohl entgegen, berühren einander nicht. Strahl hat diese Beobachtungen von Bischoff erweitert, indem er nachwies dass die Ränder der Allantoïs mit ihren mesodermalen Flächen sich an einander legen und mittelst einer Bindegewebsmasse sich verbinden.

Selbstverständlich stellt diese Masse und die Umschlagstelle des äusseren, dem Chorion anliegenden und inneren, dem Amnion angeschmiegten Blatte eine Verbindung dar zwischen der externen und der internen Fruchthülle.

Bei Phoca nun ist diese Verbindung aufgehoben, äusseres und inneres Blatt der Allantoïs haben sich vollständig von einander getrennt, und an keiner Stelle hängen die beiden Fruchtsacke mehr zusammen. Über den Zeitpunkt der Entwickelung wenn die Selbständigkeit beider Hüllen erreicht wird kann ich selbstverständlich nichts aussagen, ich muss in Verband damit darauf hinweisen dass das von mir untersuchte Ei offenbar in einem weit vorgerückten

Stadium der Entwickelung sich fand, vielleicht wohl als ausgetragen angesehen werden darf. Doch habe ich mich an der Innenseite des äusseren und an der Aussenseite des innern Fruchtsackes vergebens bemüht die Stelle auf zu decken wo die Lösung der ursprünglich wohl dagewesenen Verbindung statt gefunden hat. Jede Spur davon, in der Form einer Narbe oder von Bindegewebsfetzen war verwischt.

Ich gebe nun in Figur 9 eine schematische Vorstellung der Fruchthüllen und ihrer Zusammensetzung wie ich dieselben bei Phoca gefunden habe.

Fig. 9.

Schema der Fruchthüllen von Phoca vitulina.

p.l. Placentadurchschnitt.
a.f. Äusserer Fruchtsack.
i.f. Innerer Fruchtsack.
n bl. Nabelblase.
u. Uteruswand.
o.u. Ostium externum uteri.
l. Lanugo.
f.u. Nabelstrang.

Placenta.

Über den Bau der Placenta sei Folgendes bemerkt.

Wie oben schon erwähnt worden ist besitzt Phoca vitulina eine Placenta zonaria, deren Umfang 66 Centimeter beträgt, während die Breite 32 Centimeter beträgt; die Dicke kann durchschnittlich auf 2,5 Centimeter gestellt werden.

Durch die vielen an der maternalen Oberfläche sichtbaren mehr oder weniger tief einschneidenden Furchen erlangt die Placenta einen lobulären Bau und ist weniger kompakt gebaut als z.B. jene von Hund oder Katze. Die grösseren Furchen verlaufen im Allgemeinen in der Längerichtung der Placenta.

Ein grüner Saum, wie bei der Hundenplacenta, fehlt bei Phoca gänzlich, doch ist hier etwas derartiges vorhanden. Beim Abheben der Placenta von der Uterusoberfläche, mit der sie nur äusserst locker verbunden war, war schon makroskopisch zu sehen dass die Ränder der Placenta wie durchsähet waren mit einer sehr ansehnlichen Masse kleiner bis höchstens stecknadelknopfgrossen Partikelchen von einer tieforangen Farbe.

Die mikroskopische Untersuchung dieser Ränder bestätigte den makroskopischen Befund: die sehr schmale, makroskopisch deutlich nachweisbare Randzone der Placenta ist durchstreut mit derartigen Teilchen. Sie verleihen dem Rande der Placenta statt der tiefroten Farbe des übrigen Abschnittes eine schmutzig braunrote Farbe. Diese Farbe rührt nicht nur von diesem geformten Pigment her, sondern auch das eigen Gewebe der Placenta besitzt in der schmalen Randzone ein braungelber Ton.

Der mikroskopische Untersuch dieser Randzone ergab Folgendes. Am äussersten Rande der Placenta vermisst man frische Blutergüsse, Blutpigment in der Form von unregelmässigen Anhäufungen und zerstreuten kleinen Teilchen findet man jedoch desto mehr.

Je weiter man in die Placenta vordringt desto kleiner und weniger zahlreich werden die Anhäufungen der Pigmentkörner, aber jetzt tauchen Stellen auf wo Blutergüsse offenbar von jüngerem Datum sich finden, schliesslich, am Placentarrande der Randzone überwiegt das unveränderte Blut und findet man in dasselbe nur noch sparsame Pigmentkörnchen.

Hieraus kann der Schluss gezogen werden dass während der Entwickelung die Blutungen in der Placenta am frühesten im äussersten Grenzbezirke der Placenta auftraten, allmählig etwas mehr placentarwärts.

Die Blutungen in den Randzonen der Placenta sind jedoch nicht die einzig vorkommenden.

In der Placenta der Hündin sind von Strahl sogenannte grüne

Inseln beschrieben worden, Stellen, welche in ihrer Farbe mit jener der Randzone übereinstimmen. Derartige Inseln sucht man bei der Seehündin vergebens, wenigstens ist makroskopisch hiervon absolut nichts warnehmbar. Bei der mikroskopischen Untersuchung jedoch findet man unmittelbar unter der fötalen Oberfläche mehrere leichtgelblich gefärbte Flecken, welche durch kleine suballantoïdeale Blutungen verursacht sind. Sie sind bis höchstens 1 Centimeter in Durchschnitt, zentral befindet sich ein Bluterguss und das umgebende Gewebe ist in gleichmässiger Weise gelb tingirt. Blutpigment in amorphem Zustande habe ich in diesen Blutungen nicht wahrnehmen können, doch hatten die Blutkörperchen ihre regelmässige Gestalt eingebüsst. Die gelbe Verfärbung des umgebenden Gewebes muss vielleicht so erklärt werden dass das Haemoglobine durch die abgestorbenen Blutkörperchen abgegeben wird und jetzt vom umgebenden Placentargewebe gleichmässig resorbirt wird. Diese Resorption ist eben die meist merkwürdige Tatsache, denn warum, so kann man fragen, nimmt das Gewebe diesen Blutfarbstoff so gleichmässig auf? Dass man hierbei zu denken hat an einen vitalen Resorptionsprozess und nicht an einer postmortalen Imbibition geht wohl daraus hervor dass in den braungelb gefärbten Randzonen der Farbstoff nicht nur in gelöstem Zustande vom Placentargewebe resorbirt wird, sondern auch in körnigem Zustande. Wie noch später gezeigt werden soll findet man hier innerhalb der Zottenepitheliën Blutpigment in amorphem Zustande. Weiter findet man in den Randzonen Blutgefässe, die ich als von mütterlicher Natur ansprechen muss, welche teilweise mit gewöhnlichen Blutkörperchen, teilweise mit amorphen orangenfarbigen Körnchen gefüllt sind.

Gehen wir jetzt über zur Beschreibüng des feineren Baues der Placenta von Phoca vitulina.

Betrachtet man einen senkrechten Durchschnitt durch Placenta und Uteruswand, so leuchtet bald ein, dass die Placenta in ihrer ganzen Dicke einen gleichen Bau besitzt, eine Schichtung in kompakter und spongiöser Masse fehlt gänzlich. Nur finden sich zwischen dem placentaren Gewebe und der Muscularis uteri grössere Gefässe und hie und da die abgeplatteten, zusammengedrückten Enden von Uterindrüsen. Jedoch sind dieselben nicht so zahlreich dass sie eine spongiöse Schicht bilden, wie man eine solche z. B. bei der Hündin antrifft.

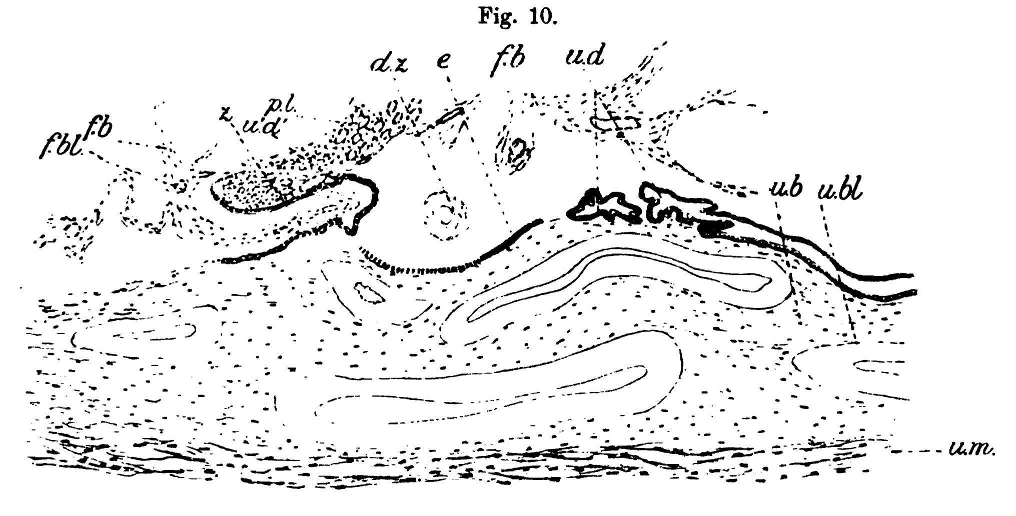
Die fötale Oberfläche der Placenta ist bekleidet durch ein Blatt der Allantoïs, dass ein einschichtiges Pflasterepithel besitzt, wie es schon beschrieben wurde. Unterhalb dieses Epithels ist eine Lage ziemlich festen Bindegewebes mit den darin verlaufenden grösseren Ästen der Umbilicalgefässe.

Von dieser Bindegewebsschicht dringen eine Anzahl Bindegewebssepta in die Placenta; ungefähr senkrecht zu derer Oberfläche gestellt. Durch Abgabe zahlreicher feineren Septen nach allen Richtungen werden diese Septa, indem sie der maternalen Oberfläche zustreben immer dünner. Sie erreichen meistens die Uteruswand und ragen mit ihren Enden hie und da in den Endabschnitten von Uterindrüsen (vergl. Fig. 10). Als ein helles Liniënsystem durchsetzen diese Septen die mehr dunklen Abschnitte der Placentarmasse. Es ist schon bei geringer Vergrösserung deutlich dass die Bindegewebssepten die Verzweigungen der fötalen Gefässe ins Innere der Placenta führen.

Ebenfalls dringen von der maternalen Fläche, in viel grösseren Abständen jedoch von einander, Bindegewebssepten ins Innere der Placenta. Letztere sind aber kleiner und von geringerer Bedeutung als die ebengenannten fötalen Septen.

Die kompakte Placentarsubstanz reicht bis zur Uterusoberfläche, zwischen der Muskelwand des Uterus und der kompakten Substanz der Placenta liegt, wie schon gesagt, eine schmale Schicht von Bindegewebe (Fig. 10 *u. b.*). Die Drüsen erscheinen als sehr in der Länge ausgezogene verästelte Schläuche, welche der Oberfläche des Uterus parallel verlaufen. Öfters sind sie leer, das Lumen erscheint auf Durchschnitt spaltförmig. Die Epithelaus-

Fig. 10.



Durchschnitt der Uteruswand und der Placenta.

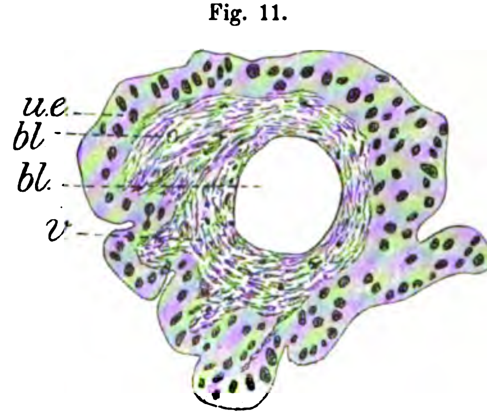
f.b. Fötales Bindegewebe.
z. Zotte, welche in eine Uterindrüse (u. d.) hängt.
pl. Teil des compacten Placentargewebes.
d.z. querdurchschnittene fötale Zotte mit Blutgefäss.
f.bl. Fötale Blutgefässe.
e. Rest des Uterusepithels.
u.d. Uterindrüsen, leer und zusammengedrückt.
u.b. Uterines Bindegewebe.
u.bl. uterine Blutgefässe.
u.m. Muscularis des Uterus.
u'.d'. Uterindrüse in welche eine fötale Zotte hineinragt.

kleidung dieser Drüsen besteht aus einem einschichtigen 18 μ hohen Cylinderepithel mit deutlichen Zellgrenzen.

Ausser dieser Drüsen finden sich in derselben Schicht mehrere Drüsen in deren Lumen das Ende einer fötalen Zotte hineinragt (Fig. 10 *u'. d'.*). In Figur 10 sind beiderlei Drüsenenden zu erkennen.

Das Lumen der letzterwähnten Drüsen (Fig. 10 *u'. d'*). ist ebenfalls mehr oder weniger plattgedrückt, jedoch nicht in dem Maasse wie es mit den leeren Drüsen der Fall ist. Die fötale Zotte liegt, wahrscheinlich durch Retraction, nicht unmittelbar der Innenfläche der Drüse an. Es war mir nicht möglich, auf der Oberfläche dieser Zotten eine deutliche Epithelauskleidung zu erkennen; ich muss jedoch sofort hinzufügen dass die Wand solcher, eine Zotte tragenden Uterindrüsen nicht mit dem schönen einschichtigen Cylinderepithel besetzt ist wie es in den leeren Drüsen warzunehmen ist, an mehreren Stellen war das Epithel aus einer grösseren Zahl Kernreihen aufgebaut (Fig. 10 *u'. d'.*). Deutliche Zellgrenzen fehlen überdies bei dieser Epithelauskleidung. Dass es auch in Drüsenlumina eingeschlossene Zotten giebt, die das Lumen gänzlich ausfüllen, durch mehrere Kernreihen umgeben, ist aus Figur 11 ersichtlich, die eine Uterindrüse mit Zotte aus derselben Schicht auf Querdurchschnitt vorstellt.

Fig. 11.



Querdurchschnitt durch eine, in einer Uterindrüse hängende fötale Zotte.

u.e. Bekleidung der Uterindrüse.
v. Fötale Zotte.
bl. Blutgefässe der Zotte.

Die zwei jetzt genannten Formen, unter welchen sich die, noch deutlich als solche erkennbaren Uterindrüsen zeigen, sind jedoch nicht die einzigen. Noch in einer dritten Form traf ich sie an. Schon bei geringerer Vergrösserung fallen Letztere durch ihre besondere Tinction auf. Während z. B. bei einer Tinction mit Hämatoxyline (D e l a f i e l d) die kompakte Substanz im allgemeinen eine dunkelblaue Farbe annimmt, abgewechselt durch die helleren fötalen Bindegewebssepten, bemerkt man an der maternalen Oberfläche der Placenta kleine, schön hellblau gefärbte Stellen, welche sich bei stärkerer Vergrösserung als eine besondere Form von Uterin-

drüsen erkennen lassen. Diese Drüsen sind jedoch in eigentümlicher Weise umgestaltet.

Die Zellen dieser Drüsen sind sehr stark gequollen, die Zellkörper ragen hier und dort stark ins Lumen hervor. Das Protoplasma besitzt eine deutlich ausgeprägte reticuläre Structur, die Kerne stehen im basalen Abschnitte der Zellkörper. Das Innere der Drüse ist teilweise ausgefüllt mit einzelnen oder zu wenigen zusammengehäuften grossen eckigen Zellen, welche entweder kernhaltig sind oder kernlos. Ausser diesen Zellen und Zellresten beobachtet man in solchen Drüsenlumina noch bisweilen Anhäufungen von sehr kleinen, äusserst dunkel tingirten Körnchen, über deren Natur ich nichts weiter mit zu teilen im Stande bin. Übrigens sind diese Drüsen mit fötalem Zottengewebe gefüllt.

Was also die Umformungen der Uterindrüsen in der Placenta bei Phoca anlangt, so ist aus dem Obengesagten klar dass diese Gebilde der Placenta der Katze näher stehen als jener der Hündin, was auch durch andere Merkmale, nämlich im Verhalten der Blutungen, bestätigt wird. Bei der Katze kommt es weiter nur zu einer Erweiterung der Endabschnitten der Uterindrüsen und ist eine spongiöse Schicht nur eben angedeutet. Die Epitheliën der Uterindrüsen ändern sich bei dieser Form teilweise in sehr characteristischer Weise, zum Teil sind sie in Syncytiën verwandelt, zum Teil in eigentümlichen sternförmigen Zellen, welche Netzwerke im Inneren der Drüsenlumina bilden. Zu diesen, zu Grunde gegangenen Drüsenepitheliën gesellen sich noch durchgewanderte Leucocyten, so dass die Endabschnitte der Drüsen mit einem zelligen Material, das teilweise in Zerfall begriffen ist, ausgefüllt sind. Bei der Katze wird diese Masse von in die Drüsen hineinragenden grossen Zotten aufgenommen.

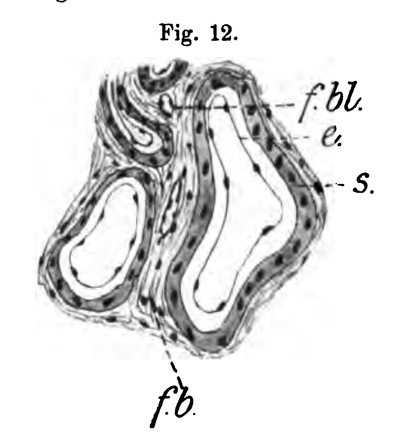
Dies Alles stimmt somit ziemlich wohl mit dem was ich bei Phoca gefunden habe. Einen Unterschied zwischen beiden Formen besteht in so fern dass ich in dem in Rede stehenden Drüsenabschnitte keine Syncytiumbildung habe warnehmen können; immer waren die Zellgrenzen von einer deutlichen Membran umgeben.

Die kompakte Placentarmasse besteht, wie stärkere Vergrösserungen lehren, aus einer dicht gedrängten Masse von mütterlichen Gefässen (vergl. Fig. 10. *pl.*). Alle Gefässdurchschnitte sind von einer deutlichen Endothelwand begrenzt (Fig. 12. *e*). Zwischen diesen Gefässen lagern, meistens von einer geringen Menge fötalen Bindegewebes begleitet, die fötalen Gefässverästelungen (Fig. 12 *f. bl.*).

Als trennende Schicht zwischen diesen beiden Arten von Gefässlumina besteht, in dem überaus grössten Teil der Placenta eine einzige Schicht mittelgrosser Kerne (Fig. 12. *s.*), welche in einer

protoplasmatischen Grundsubstanz eingebettet liegen, ohne dass hierin Zellgrenzen nachweisbar sind.

Fig. 12.



Mütterliche Capillaren aus der Placenta von Phoca vitulina. Vergr. 290.
e. Endothel der mütterlichen Gefässe.
s. Syncytium.
f.b. Fötales Bindegewebe.
f.bl. Fötales Blutgefäss.

Diese Masse ist meines Erachtens als Syncytium zu deuten. An einigen Stellen beobachtete ich zwei oder selbst mehrere Kernreihen, ohne dass ich im Stande war den Herkunft der verschiedenen Kernreihen zu bestimmen.

Nicht überall zeigen diese Kerne eine gleich intensive Tinction, an beschränkten Stellen unterhalb der allantoïdealen Oberfläche und besonders in der Umgebung der schon oben erwähnten suballantoïdealen Blutungen besitzen sie eine mehr dunkle Tinction. Wie schon einmal hervorgehohen finden sich in der Placenta von Phoca dicht unter der inneren Oberfläche geringe Blutergüsse, worin das Blut als eine feinkörnige Masse sich vortut ohne geformtes Pigment, indem das ganze Gewebe der Umgebung leicht gelb tingirt ist. In solcher Blutmasse, welche bis an die Allantoïsbekleidung der Placenta reicht und auch die grösseren Äste der fötalen Gefässe bisweilen umgiebt hängen kleinere fötale Zotten und finden sich überdies Durchschnitte von mütterlichen Gefässen. Diese Zotten besitzen hie und da an ihrer Oberfläche eine doppelte Kernschicht, an den Enden kommen an mehreren Stellen Kernanhäufungen vor. Wo zwei Kernreihen erkennbar sind, besteht die Innere, dem Zottenstroma zugekehrte aus platten, dicht an einander stehenden äusserst dunklen Kerne, die äussere Reihe besteht aus grösseren nicht so dunkel tingirten runden Kernen und wird von der Blutmasse umspült. An einigen Präparaten konnte ich beobachten dass eine solche Zotte bedeckt wurde von einer Zellage mit deutlichen Zellgrenzen (Chorionektoderm), welche dann ihrerseits überzogen wurde von einer ein bis zweischichtigen syncytialen Schicht (Syncytium). Im Protoplasma beider Schichten, sowohl der äusseren syncytialen als der inneren, das Chorionektoderm, fand ich Anhäufungen sehr feiner, äusserst dunkel tingirter Körner. Es scheint mir dass diese Partikelchen Blutfarbstoff sind, das die Zellen aus der umspüllenden Blutmasse aufgenommen haben.

Die schmale Randzone der Placenta, die sich durch ihre schmutzig

braungelbe Farbe auszeichnet erheischt, noch eine besondere Besprechung.

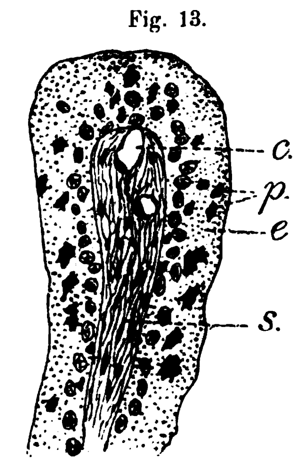
Sie wird nach dem Chorion wie nach der Placenta hin begrenzt durch zwei äusserst lang ausgezogene Zotten die von der fötalen Oberfläche in schräger Richtung zur maternalen Oberfläche ziehen. Das Gewebe dieser Zotten ist wie das Gewebe der Placenta gelb verfärbt. Zwischen diesen beiden Zotten liegen das in Folge älterer Blutergüsse abgeänderte placentare Gewebe und die Anhäufungen von Blutpigment.

Betrachten wir die, die Randzone zusammensetzenden Teile gesondert.

Von den erwähnten zwei, stark in der Länge gedehnten Zotten, die durch ihre starke Entwickelung gewissermaassen auch als Randsepta aufzufassen sind ragen ins Innere der Blutmasse eine grosse Zahl Zotten hinein.

Diese Zotten sind verzweigt und kurz, an ihren Enden besitzen sie kolbenförmige Anschwellungen. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt das Gewebe dieser Zotten eine äusserst reiche Vaskularisation.

Fig. 13.



Ende einer fötalen Zotte in der Randzone.

e. Bekleidung der Zotte (Syncytium), in welche mehrere oranjefärbigen Partikelchen (in der Figur schwarz), anwesend sind (*p*). Vergr. 430.
c. Capillaren.
s. Stroma der Zotte.

Die Chorionoberfläche, die sich zwischen den Bases der beiden Randsepta erstreckt, ebenso wie die Oberfläche der Zotten selbe ist bedeckt von einer einzigen (vergl. Fig. 13) oder von mehreren Kernreihen. Die Kerne sind, speziell wo mehrere Schichten sich finden so dicht angehäuft, so äusserst stark tingirt, dass es unentschieden bleiben musste ob diese Kerne einer epithelialen Schicht von gesonderten, an einander geschlossenen Zellen zugehörten oder einer syncytialen Masse, mit Bestimmtheit ist aber zu erkennen dass die protoplasmatische Grundmasse wie vollgepropft ist mit orangengefärbten kleinen Partikelchen (Fig. 13 *p.*). Diese Teilchen sind öfters grösser als die Kerne und von unregelmässig eckiger Gestalt. Es geht hieraus hervor dass das aus dem Blutfarbstoff sich bildende Bilirubin von der die Chorionoberfläche bekleidende Zellmasse aufgenommen wird.

Auch in der bindegewebigen Grundlage der Zotten und im Lumen der darin verlaufenden Gefässe beobachtete ich ab und zu einige wenige geförmte Teilchen.

Abgestossene Zell- (und Syncytiën-) massen finden sich inmitten der stark veränderten Blutergüsse natürlich sehr häufig, eben wie Kernreste.

Innerhalb jener Masse fand ich einige Male Lumina von Blutgefässen welche angefüllt waren. teils mit gewöhnlichen Blutkörperchen, teils mit deutlich orangengefärbten Körnchen.

Das der Uterusoberfläche zugekehrte Ende der Randzotte ist placentarwärts umgebogen und endet frei mit mehreren terminal abgerundeten Verzweigungen.

Auch die zweite, die Randzone placentarwärts begrenzende Zotte ist in ihrem maternalen Ende nach innen (placentarwärts) umgebogen, das freie hier unverästelte Ende derselben ragt in das Lumen einer Uterindrüse hinein, berührt (durch Retraction) die Innenfläche hiervon jedoch nicht.

Die Wand dieser Drüse ist stark verdickt, besteht aus mehreren Reihen dunkel tingirter Kerne.

In Analogie mit dem, was bei anderen Carnivoren zu beobachten ist glaube ich annehmen zu können dass ebenfalls die Randzotte mit ihren verzweigten Enden in Uterindrüsen hineinragte, aus denen sie bei der Loslösung der Placenta losgelöst worden ist.

Zum Schlusse noch eine kurze Bemerkung über ein spezielles Verhalten der fötalen Bekleidung der Placenta.

Wie schon bemerkt worden ist lagern die grossen Verästelungen der Umbilicalgefässe nicht direct der placentaren Oberfläche auf, sondern in, auch bei vielen anderen Tieren bekannten, sogenannten Allantoïssepten, das sind Duplicaturen welche die allantoïdeale Bekleidung der fötalen Seite der Placenta um die Gefässe bildet.

In dem Stroma nun dieser Septa beobachtete ich ausser den Lumina der Umbilicalgefässe noch viele sehr kleine Bluttgefässlumina. Niemals fand ich einen Zusammenhang zwischen letzteren und den Umbilicalgefässen. Vielleicht stammen diese Gefässe aus den Vasa propria funiculi. Natürlich bin ich nicht im Stande für diese Behauptung direkte Beweise bei zu bringen.

Als Hauptergebnisse unserer Untersuchung der Placenta von Phoca vitulina sind schliesslich folgende besonders hervorzuheben.

Man kann bei Phoca zwei vollkommen von einander getrennte Fruchtsäcke unterscheiden, einen äusseren und einen inneren.

Ersterer zerfällt in drei Zonen. Eine mittlere Zone trägt die gürtelförmige Placenta, die beiden anschliessenden membranösen Teile sind in ihrer ganzen Ausdehnung stark vascularisirt. An manchen Stellen findet man in diesen membranösen Teilen Anhäufungen von kleinen Zotten.

Dieser Fruchtsack ist aus zwei Lamellen aufgebaut, Chorion an der Aussenseite, Allantoïs an der Innenseite.

Die Wand des inneren Fruchtsackes ist teilweise vascularisirt, grössenteils gefässlos. Auch diese Hülle besteht aus zwei Lamellen, nach innen das Amnion, nach aussen die Allantoïs. Die Nabelblase liegt zwischen beiden Lamellen eingefasst.

Die beiden Fruchthüllen werden durch die Allantoïshöhle von einander getrennt. Diese Höhle ist ein einfacher Raum, nicht von einem Septum, das äussere und innere Hülle verbindet, durchsetzt. Der Nabelstrang ist sehr kurz, die Umbilicalgefässe verlaufen einander parallel. Das Stroma des Stranges besitzt eine placentarwärts abnehmende Zahl Vasa propria funiculi, die Wände der Umbilicalgefässe besitzen Vasa vasorum, von diesen Vasa propria herrührend. Die Vasa propria funiculi stehen mit den Gefässen der Bauchwand in Verbindung. Die Nabelschnur besitzt eine Insertio velamentosa.

Die Äste der Umbilicalgefässe verlaufen eine Strecke weit in Rändern von Allantoïsduplicaturen. Im Gewebe dieser Septen finden sich überdies noch kleinere Blutgefässlumina. Die, ungefähr 2.5 Centimeter dicke, wenig fest gefügte Placenta zonaria besteht nur aus einer kompakten Schicht, eine spongiöse Schicht ist nicht anwesend. Auf der Uterusoberfläche sind plattgedrückte Uterindrüsen anwesend, in welche bisweilen die Enden von fötalen Zotten hineinragen.

Die Blutungen in der Placenta von Phoca vitulina erreichen keine grosse Ausdehnung, es besteht eine äusserst schmale Randzone, in der die Blutungen placentarwärts fortschreiten; nebst kleinen suballantoïdealen Blutungen. In den Blutergüssen entsteht Bilirubin in übergrossem Maasse. Dasselbe wird teilweise resorbirt, entweder gelöst oder in körnigem Zustande.

Zwischen den Verzweigungen von mütterlichen und fötalen Gefässen findet sich im Allgemeinen nur eine einzige Kernreihe, welche einem Syncytium angehört.

In den suballantoïdealen Blutungen findet man Zotten welche von zwei Kernreihen (Chorionektoderm, Syncytium?) bedeckt sind. An den Enden solcher Zotten finden sich öfters Kernanhäufungen Ein gleiches ist der Fall in den Blutergüssen die sich in der Randzone befinden.

VERZEICHNIS DER LITERATUR.

(1) Bischoff (L. Th.). Die Entwickelungsgeschichte des Hunde-Eies.

(2) Strahl (H.). Untersuchungen über den Bau der Placenta. III. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1890. pg. 185—201.

(3) Sedgwick Minot (C.). Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe von S. Kaestner. Leipzig 1894.

(4) Köster. Ueber die feinere Structur der menschlichen Nabelschnur. Diss. Würzburg 1868.

(5) Simpson (J. Y.). On the anatomical type of structure of the human umbilical cord and placenta. Transactions of the Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXIII. Part. II.

(6) Hyrtl. Ueber einige Eigentümlichkeiten der arteriellen Gefässverästelungen bei den Seehunden. Sitz. Ber. d. math. naturw. Cl. d. Kön. Acad. der Wissenschaften. Wien. Bd. XI. 1854.